

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE
Faculté des sciences de l'activité physique

Analyse électroencéphalographique de l'activité fréquentielle des aires sensorimotrices du néocortex associée à l'attente d'un retour visuel lors d'une tâche de pointage.

Par
Benjamin Dufour

Mémoire par article présenté à la Faculté des sciences de l'activité physique en vue de
l'obtention du grade de maîtrise en sciences de l'activité physique
Créneau de recherche en neuromécanique et ergonomie

Juin 2018
© Benjamin Dufour, 2018

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE
Faculté des sciences de l'activité physique
Département de kinanthropologie

Analyse électroencéphalographique de l'activité fréquentielle des aires sensorimotrices du néocortex associée à l'attente d'un retour visuel lors d'une tâche de pointage.

Benjamin Dufour

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Pierre-Michel Bernier	Directeur de recherche et président du jury
Félix Berrigan	Membre interne du jury
Frédéric Danion	Membre externe du jury

SOMMAIRE

Pour produire un mouvement, les aires motrices du cerveau génèrent ce qui est appelé une commande motrice, qui se rend jusqu'au système musculaire en passant par la moelle épinière. La théorie des modèles internes propose qu'une copie de cette commande motrice, la copie d'efférence, permette de prédire les conséquences sensorielles du mouvement. Une autre théorie, l'inférence active, propose que les aires motrices génèrent de telles prédictions, notamment pour l'envoi de la commande motrice qui serait plutôt une commande d'afférences sensorielles; le système réflexe au niveau de la moelle épinière se chargerait de contrôler les contractions musculaires. Cette théorie est supportée par des études qui observent une modulation de l'activité des aires motrices en fonction des afférences sensorielles, et notamment des conséquences sensorielles d'un mouvement. Ces modulations ont été observées en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, en électroencéphalographie avec l'analyse de potentiels évoqués, et même comportementalement avec l'utilisation de la stimulation magnétique transcrânienne. Par contre elles n'ont pas encore été étudiées dans le domaine fréquentiel de l'électroencéphalographie. La bande de fréquence bêta (15-30 Hz) est impliquée dans la planification des mouvements au niveau des aires sensorimotrices, et la bande de fréquence thêta (3-7 Hz) aurait un rôle à jouer dans l'intégration sensorimotrice, dans l'aspect spatial de la planification d'un mouvement, et dans la prédiction d'évènements sensoriels. Nous avons testé l'hypothèse d'une modulation de ces bandes de fréquence au niveau des aires sensorimotrices, en fonction de l'anticipation d'un retour visuel associé à un mouvement de pointage. Les sujets réalisaient un mouvement de pointage vers une cible unique, alors que le retour visuel sous forme de curseur, si présent, pouvait avoir trois directions différentes contrôlées par rotation visuomotrice. Au début de chaque essai, les sujets étaient prévenus de la condition de curseur. Cela permettait d'étudier l'activité fréquentielle au niveau des aires sensorimotrices lors de la planification de mouvements similaires, alors que ces mouvements engendraient des retours visuels différents. Dans les aires sensorimotrices contralatérales, nous avons trouvé une plus grande synchronisation en thêta lorsqu'aucun retour visuel n'était présenté par rapport aux conditions où un curseur était présenté, mais aucune différence associée à la direction du curseur. Nous avons interprété ce résultat en termes d'implication de la bande de fréquence thêta dans un processus de prédiction des conséquences sensorielles des actions, ou dans un processus

d'orientation de l'attention vers la modalité sensorielle d'intérêt. Nous n'avons pas trouvé de modulation en bêta dans les aires sensorimotrices controlatérales, mais nous avons trouvé une modulation dans les aires sensorimotrices ipsilatérales, avec une plus grande désynchronisation dans les conditions de rotation visuomotrice par rapport aux conditions où il n'y avait pas de rotation visuomotrice. Cela renforce une idée préétablie selon laquelle la puissance en bêta controlatéral reflète une activité préparatoire générale au mouvement, et suggère que du côté ipsilatéral cette bande de fréquence est impliquée dans des aspects plus cognitifs et/ou visuels du mouvement. Pour contrôler l'implication attentionnelle des sujets dans la tâche, nous avons étudié l'activité en alpha (8-14 Hz) pariéto-occipitale pendant la planification du mouvement. Une désynchronisation plus marquée du côté controlatéral à la direction attendue du curseur par rapport au côté ipsilatéral confirme que les sujets orientaient leur attention du côté où le retour visuel était attendu. Notre étude contribue à la compréhension des processus neurophysiologiques engagés par le cerveau pour la génération des mouvements. Elle a sa place dans une littérature qui considère que l'activité des aires sensorimotrices reflète un lien très étroit entre la perception et l'action.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES ABRÉVIATIONS	vi
REMERCIEMENTS.....	vii
DÉDICACE.....	ix
PREMIÈRE PARTIE : INTRODUCTION	1
1.1 Mise en contexte.....	1
1.2 Bases neurophysiologiques	3
1.2.1 Le neurone	4
1.2.2 Fonctionnement du neurone	5
1.2.3 La synapse	8
1.3 L'électroencéphalographie	10
1.3.1 Les couches du cortex	11
1.3.2 Le signal capté par les électrodes	12
1.3.3 Le domaine fréquentiel.....	14
DEUXIÈME PARTIE : REVUE DE LITTÉRATURE.....	15
2.1 Le contrôle du mouvement par le cerveau	15
2.1.1 Les modèles internes	16
2.1.2 Le rôle du cortex moteur primaire.....	24
2.2 L'activité fréquentielle pour le mouvement et la perception	32
2.2.1 Bêta.....	33
2.2.2 Thêta.....	35
2.2.3 Alpha	37
TROISIÈME PARTIE : PROBLÉMATIQUE DE RECHERCHE	39
QUATRIÈME PARTIE : ARTICLE	41
CINQUIÈME PARTIE : DISCUSSION	71
3.1 Le domaine fréquentiel.....	71
3.2 Points forts, limites et perspectives	78
3.2.1 Limites cinématiques.....	78
3.2.2 Autres limites et perspectives.....	80
3.3 Conclusion.....	83
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	84

LISTE DES FIGURES

Les figures présentes dans l'introduction du mémoire sont numérotées en chiffres romains.

Les figures présentes dans l'article sont numérotées en chiffres arabes.

Figure I	- Schéma du cerveau humain.....	3
Figure II	- Schéma d'un neurone.....	5
Figure III	- Les quatre phases d'un potentiel d'action.....	7
Figure IV	- Principe de propagation d'un potentiel d'action.....	8
Figure V	- Schéma d'une synapse.....	9
Figure VI	- Les couches du néocortex.....	10
Figure VII	- Principe d'enregistrement des potentiels à la surface du crâne.....	12
Figure VIII	- Les régions du cortex impliquées dans la motricité volontaire.....	14
Figure IX	- Représentation de l'organisation somatotopique de M1 chez un être humain..	23
Figure X	- Désynchronisation en bêta en préparation à un mouvement.....	32
Figure 1	- Task design.....	48
Figure 2	- Kinematics and CSD activity results.....	54
Figure 3	- Theta-band power during reach planning.....	55
Figure 4	- Beta-band power during reach planning.....	56
Figure 5	- Alpha-band power during reach planning.....	57

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BOLD	Blood-Oxygen Level Dependent
CSD	Current Source Density
EEG	Électroencéphalographie (ou électroencéphalographique, ou électroencéphalogramme)
ERSPs	Event-Related Spectral Perturbations
FDR	False Discovery Rate
ICs	Independent Components
IRMf	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle
LRP	Lateralized Readiness Potential
M1	cortex moteur primaire
MT	Movement Time
PPSE	Potentiel Post-Synaptique Excitateur
PPSI	Potentiel Post-Synaptique Inhibiteur
ROIs	Regions Of Interest
RT	Reaction Time
TMS	Stimulation magnétique transcrânienne (Anglais : Transcranial Magnetic Stimulation)
SMA	Aire motrice supplémentaire (Anglais : Supplementary Motor Area)
SNC	Système Nerveux Central
SNP	Système Nerveux Périphérique

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier en premier lieu mon directeur de recherche, Pierre-Michel Bernier, qui a su me conduire jusqu'à l'aboutissement de mon projet de maîtrise. Merci de m'avoir accordé ta confiance dans mes folles envies de mettre un pied dans le monde mystérieux et séduisant des neurosciences. Merci d'avoir été tolérant et très humain face à mes incertitudes et mon changement d'orientation en cours de parcours. Merci pour ta patience inestimable, et d'avoir continué de croire en moi jusqu'au bout du projet. Merci pour ta passion qui se traduit par une excellente qualité d'enseignement et une dévotion que j'admire envers tes étudiants. C'est une grande fierté pour moi d'avoir un diplôme ressortant de ton laboratoire.

Je remercie également tous les membres du laboratoire de contrôle moteur, avec qui j'ai eu la chance de pouvoir travailler. Merci à vous pour votre bonne humeur constante, qui instaure un climat de confiance et une ambiance de travail agréable. Je commencerais par mentionner François Thénault qui nous permet de franchir le pas entre l'imagination et la réalisation. Si j'ai pu mettre sur pied un tel projet, c'est bien grâce à tes compétences en programmation. Merci pour ton excellent travail, ta simplicité d'être et ta sérénité rassurante. Merci aussi à Audrey pour ton sourire ineffaçable à travers une rigueur de travail sans égale, pour ta présence féminine apaisante et si précieuse dans les débuts du laboratoire. Merci à Raphaël pour ton ouverture d'esprit et ton enthousiasme à partager tes connaissances qui grandissent à une vitesse fulgurante. Merci à Félix-Antoine pour ta rigueur scientifique mélangée à des accès des folies, pour la qualité de ton anglais et ton accent québécois des plus appréciables. Merci à César pour ton acharnement au travail et ta faculté à détendre l'atmosphère. Enfin je tiens à remercier particulièrement Marco, que je pourrais appeler pour reprendre ses mots, mon compagnon de fortune. Au début nous nous serrions les coudes, puis il m'a épaulé jusqu'à ce que je le rejoigne du côté des vainqueurs. J'entends par là sortir vainqueur d'un combat contre soi-même. Vaincre les doutes, les peurs, la colère et la tristesse pour se donner la liberté de mener à bien un projet qui nous tient à cœur. Merci Marco d'avoir été au bout de ta maîtrise pour me montrer la marche à suivre. Merci pour tous nos moments partagés, les passions, les doutes, le travail, les loisirs, les folies... et bien-sûr tous nos échanges spirituels cherchant désespérément à trouver ou à donner un sens à notre vie. Merci d'avoir été présent à mes côtés à travers l'épreuve de la distance par rapport à nos racines et aux êtres qui nous sont chers. Merci d'avoir été un compagnon et une source d'inspiration

pour vivre une expérience de vie qui n'a pas de prix. Merci à vous tous d'avoir participé à l'instauration d'un climat d'entraide si précieux dans un laboratoire, et dont je ne me suis pas privé de bénéficier. J'ajouterais un petit mot pour tous les stagiaires qui sont passés par ce laboratoire depuis le début de ma maîtrise, qui ont été d'une grande aide et qui ont participé à cette ambiance de travail agréable. Pour terminer ce paragraphe, merci à tous les participants de mon d'expérience, sans qui aucune étude n'aurait pu être réalisée.

J'accorde un remerciement particulier à l'Université de Sherbrooke pour m'avoir accueilli dans ses locaux, et m'avoir permis de bénéficier d'infrastructures et d'équipements de très bonne qualité. Je me trouve chanceux d'avoir pu intégrer une institution si bien organisée, et proposant des programmes d'études à un niveau d'excellence sous la supervision de professionnels très compétents.

Je tiens également à remercier une personne qui me reste très chère malgré la distance qui nous sépare. Merci Mathilde d'avoir été une grande source d'inspiration et d'énergie, de m'avoir donné l'exemple de l'assiduité au travail pour achever tes études, et de m'avoir encouragé à faire de même pour aller au bout de mon projet de maîtrise.

Merci à Elsa qui a su me nourrir de son amitié lorsque mon cœur criait famine. Merci de m'avoir accordé la chaleur d'un foyer et d'un souper partagé lorsque le froid de l'hiver gagnait mon esprit.

Merci également aux nombreux colocataires que j'ai pu avoir durant cette aventure. Vous m'avez rendu la vie agréable, ce qui m'a aidé à conserver une grande énergie pour la réalisation de mes projets.

Enfin je tiens à remercier encore deux personnes, probablement les plus importantes : mes parents. Merci infiniment de m'avoir donné les moyens de réaliser ce voyage physique, spirituel et intellectuel. Merci d'avoir été compréhensif en toute circonstance, et de m'avoir guidé vers la liberté en m'assurant le confort de votre amour.

Merci à vous tous, et à tous ceux que je n'ai pas mentionné mais qui m'ont aidé d'une quelconque façon, de m'avoir donné la force d'aller au bout de mon projet d'étude.

DÉDICACE

*À mes parents,
Marc, Mathilde, et Elsa*

PREMIÈRE PARTIE :

INTRODUCTION

1.1 Mise en contexte

L'être humain est doté d'une capacité infinie de mouvements grâce à de nombreuses articulations, un système musculaire très élaboré, et un système nerveux qui contrôle le tout. Si la plupart des mouvements que nous réalisons dans la vie quotidienne paraissent simples vus de l'extérieur, les processus mis en jeu par le système nerveux sont très complexes. Parmi l'infinité de mouvements possibles, le cerveau sélectionne celui qui permet de minimiser les coûts (énergétiques, temporels, émotionnels, en fonction de l'objectif), et de maximiser la récompense (Shadmehr and Krakauer, 2008). Afin de sélectionner ce mouvement, il a besoin d'informations sensorielles lui indiquant le positionnement du corps dans l'environnement. Il se charge donc également de traiter les afférences¹ sensorielles. Pour estimer les coûts et les récompenses, il a besoin d'informations sur les conséquences de ce mouvement. Il génère donc des prédictions à partir de l'apprentissage qu'il a fait des conséquences sensorielles de ses actions précédentes (Körding and Wolpert, 2006). Ainsi, pendant qu'il planifie un mouvement, le cerveau est déjà en train de prédire les conséquences sensorielles de ce mouvement. Le cerveau cherche constamment à faire des prédictions, et pas seulement en ce qui concerne les conséquences des mouvements, mais aussi dans des domaines plus cognitifs. Même lorsque l'apparition d'événements est aléatoire, le cerveau enregistre chaque événement, et à partir d'inférences statistiques, il cherche à prédire le prochain événement à venir (Bubic et al., 2010).

¹ Voie nerveuse conduisant l'information vers le système nerveux central, ou vers le centre nerveux ou l'organe considéré (Vibert et al., 2011)

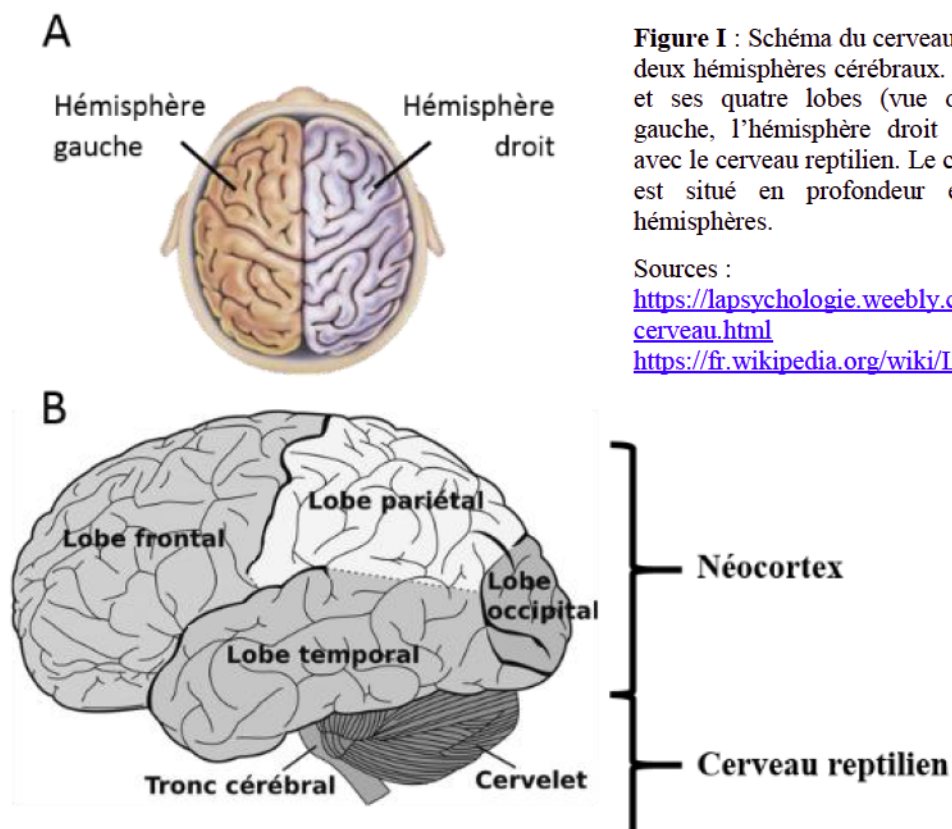
Dans l'étude du cerveau humain, une région du néocortex, le cortex moteur, est incontestablement associée à la planification et à l'exécution des mouvements (pour une revue sur la découverte du cortex moteur, voir Taylor and Gross, 2003). Si d'autres aires cérébrales ont été associées au traitement des informations sensorielles (comme le cortex pariétal qui intégrerait les informations proprioceptives et visuelles; Vesia and Crawford, 2012; Benazet et al., 2016), nous détaillerons dans ce mémoire plusieurs études récentes qui observent une modulation du cortex moteur associée à différentes informations sensorielles nécessaires au mouvement. Considérant les prédictions des conséquences sensorielles des actions, nous détaillerons d'autres études qui observent une modulation de l'activité des aires motrices en fonction des retours sensoriels attendus. Autrement dit, lors de la préparation d'un mouvement, cette région du néocortex s'active différemment selon les prédictions sensorielles élaborées par le cerveau. Dans l'article joint à ce mémoire, utilisant le canal sensoriel de la vision, nous cherchons à déterminer ce que signifie « s'activer différemment » en terme électroencéphalographique (EEG).

Avant de nous attarder à l'implication des aires motrices dans une quelconque forme de perception ou de prédiction sensorielle, il est utile de comprendre comment le cerveau s'organise pour la réalisation d'un mouvement. Le cerveau commande le mouvement par l'intermédiaire de l'activité simultanée de multiples neurones. L'activité électrique des neurones du cortex cérébral peut être enregistrée en utilisant un électroencéphalogramme, casque d'électrodes disposé sur la tête du sujet dont on étudie l'activité électroencéphalographique. Nous commencerons par détailler l'organisation générale du cerveau et le fonctionnement des neurones, ce qui nous permettra de mieux comprendre le signal que nous étudierons en électroencéphalographie. Nous introduirons ensuite le principe de contrôle du mouvement par le cerveau, notamment en développant la théorie des modèles internes et plus particulièrement le modèle prédictif. Cela nous mènera à un approfondissement du rôle du cortex moteur primaire. Puis nous introduirons l'activité fréquentielle du cortex, particulièrement dans les aires sensorimotrices, pour le mouvement et la perception. Cela sera notre domaine d'étude dans l'article qui va suivre. Nous achèverons ce mémoire par une courte discussion avant de conclure.

1.2 Bases neurophysiologiques

La neurophysiologie du neurone est très bien référencée dans la littérature depuis de nombreuses décennies. Le livre de Vibert et al. (2011) sera la référence principale pour cette section, ainsi que la suivante sur l'électroencéphalographie. Les figures sont essentiellement tirées de ce livre. D'autres auteurs seront cités par la suite pour approfondir la thématique de recherche.

Le système nerveux est divisé en deux, le système nerveux central (SNC) et le système nerveux périphérique (SNP). Le SNC est composé du cerveau et de la moelle épinière. Le cerveau comprend le cerveau reptilien (tronc cérébral et cervelet), qui assure les fonctions vitales, le cerveau limbique (hippocampe, amygdale, hypothalamus...), apparu chez les mammifères et responsable des émotions, et le néocortex, siège de ce que nous appelons la conscience. Dans ce mémoire, nous nous intéresserons particulièrement au néocortex car utilisant l'électroencéphalographie



comme technique d'imagerie, nous pouvons voir essentiellement l'activité de cette partie du cerveau. Le néocortex, divisé en deux hémisphères (droit et gauche; Figure IA), est formé de circonvolutions dont les principaux sillons (des scissures) séparent les quatre lobes, frontal, pariétal, occipital et temporal (Figure IB).

Le SNP représente tous les autres éléments du système nerveux. Il est composé du SNP somatique, qui innerve la peau, les articulations et les muscles, et du SNP végétatif (ou viscéral, ou autonome), qui innerve les viscères, les vaisseaux sanguins et les glandes.

Le système nerveux se compose essentiellement de deux types de cellules, les neurones qui transmettent les messages nerveux, et les cellules gliales qui soutiennent, protègent et nourrissent les neurones. Nous nous contenterons ici d'une simple description des neurones, même si, lors de la transmission synaptique, les cellules gliales pourraient avoir un rôle à jouer au niveau de la fente synaptique. Une synapse (qui sera détaillée par la suite) connecte deux neurones entre eux (ou un neurone pré-synaptique et une autre cellule post-synaptique, dans le SNP) afin de transmettre un message nerveux. Le neurone qui transmet le message est appelé neurone pré-synaptique, la cellule (neurone ou autre) qui reçoit le message est l'élément post-synaptique.

1.2.1 Le neurone

Un neurone est composé de trois parties (Figure II) : un arbre dendritique (dont les dendrites peuvent atteindre 1 millimètre de long), un corps cellulaire (entre 5 et 10 micromètres) et un axone (pouvant dépasser un mètre de long pour certaines cellules).

Les dendrites

Le terme « dendrite » signifie « arbre » en grec. Ce nom a été donné car les dendrites s'organisent sous forme de multiples embranchements à la manière d'un arbre. Leur nombre et leur organisation sont très variables d'un neurone à l'autre. L'arbre dendritique d'un neurone est connecté à d'autres neurones à travers de nombreuses zones post-synaptiques.

Le corps cellulaire

De même que les dendrites, la membrane plasmique du corps cellulaire comprend plusieurs zones post-synaptiques. Celles-ci sont plus efficaces que celles des dendrites pour le déclenchement d'un potentiel d'action, du fait de leur plus grande proximité avec le segment initial de l'axone.

L'axone

L'axone présente une membrane plasmique excitable qui lui permet de générer et transporter des potentiels d'action. Sa partie proximale, la base de l'axone, correspond au segment initial où naissent les potentiels d'actions. Sa partie distale est arborisée, et chaque arborisation se termine par un bouton synaptique, appelé aussi terminaison axonale, qui est l'élément pré-synaptique.

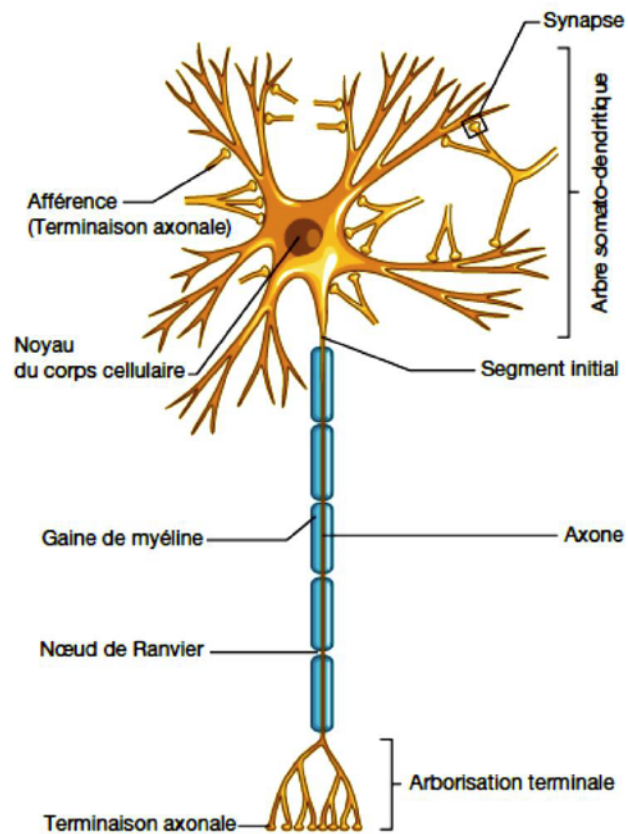


Figure II : Schéma d'un neurone avec son arbre dendritique, son corps cellulaire et son axone. L'ensemble corps cellulaire et arbre dendritique forme l'arbre somato-dendritique. Un potentiel d'action naît au niveau du segment initial, qui correspond à la base de l'axone (aussi appelée collet de l'axone). Présents chez certains neurones, les gaines de myéline, séparées par des nœuds de Ranvier, permettent d'accélérer la conduction d'un potentiel d'action.

Source : Vibert et al. (2011)

1.2.2 Fonctionnement du neurone

Pour toutes les cellules, il existe un potentiel de repos de la membrane, qui est le potentiel de membrane (différence de potentiel entre la face interne et la face externe de la membrane) lorsque cette cellule n'est pas soumise à des influences externes. Ce potentiel est déterminé par la concentration en ions de chaque côté de la membrane, chez les neurones il est d'environ -70mV.

Les neurones ont la particularité de pouvoir propager des signaux électriques lorsque des ions traversent leur membrane (une entrée d'ions Na^+ dépolarise la cellule, alors qu'une sortie d'ions K^+ hyperpolarise ou repolarise la cellule). Ce phénomène module la valeur du potentiel de membrane et peut donner suite à des potentiels post-synaptiques ou des potentiels d'action.

Le potentiel post-synaptique

L'arrivée d'un potentiel synaptique dans l'arbre dendritique ou le corps cellulaire du neurone post-synaptique engendre une fluctuation locale du champ électrique de la membrane. Cette fluctuation est appelée potentiel post-synaptique et peut se traduire par une dépolarisation ou une hyperpolarisation, dont l'amplitude est fonction de la quantité d'ions entrant ou sortant de la cellule. Si un tel potentiel est peu ample, il se dissipe vite et son influence ne va pas bien loin. À l'inverse, s'il est ample, il peut influencer toute la cellule. Plus il est proche du segment initial de l'axone, plus son influence pour la création d'un potentiel d'action sera grande.

Si un potentiel post-synaptique engendre une hyperpolarisation de la cellule, on parle de potentiel post-synaptique inhibiteur (PPSI). S'il dépolarise la cellule, on parle de potentiel post-synaptique excitateur (PPSE). Les PPSE et les PPSI ont un temps de montée (pour changer la valeur du potentiel de membrane) d'environ 2 à 5 ms et un temps de retour (pour revenir au potentiel de repos de la membrane) entre 10 et 100 ms, en fonction des caractéristiques de la membrane. Les PPSE et PPSI qui arrivent dans la cellule pendant ce laps de temps s'additionnent et déterminent l'ampleur de la fluctuation du potentiel de membrane, notamment au niveau du segment initial de l'axone.

Le potentiel d'action

Le segment initial de l'axone est régi par un seuil de décharge (ou seuil liminaire, d'environ -55mV chez le mammifère) qui, s'il est atteint, donne naissance à un potentiel d'action. Par son action hyperpolarisante, une prédominance de PPSI au niveau du segment initial maintient la cellule non active. Par contre une prédominance de PPSE, par son action dépolarisante, peut conduire à deux cas de figure. Si la dépolarisation

n'atteint pas le seuil de décharge, la cellule reste inactive. Si ce seuil est atteint, une forte dépolarisation soudaine crée un potentiel d'action qui se propage le long de l'axone jusqu'aux boutons synaptiques, sans perdre d'amplitude. Un potentiel d'action est créé chaque fois que le seuil liminaire est atteint au niveau du segment initial de l'axone.

Pour un même neurone, tous les potentiels d'action ont la même amplitude. La dépolarisation est d'environ 100mV (correspondant à un potentiel de membrane d'environ +30mV), et dure moins de 1 ms. La repolarisation est aussi rapide, et dépasse la valeur initiale (elle atteint environ -90 mV), ce qui donne lieu à une phase d'hyperpolarisation (période réfractaire relative, car le neurone est plus difficilement

excitable avec une augmentation du seuil liminaire) qui est plus ou moins longue en fonction des neurones. Les périodes de dépolarisation et de repolarisation correspondent à une période réfractaire absolue, le neurone est insensible à tout stimulus. La figure III représente un potentiel d'action en 4 phases.

À la création d'un potentiel d'action, de nombreux Na^+ entrent dans la cellule au niveau du segment initial de l'axone. Cela crée une positivité intracellulaire qui est attirée par les négativités adjacentes, et une négativité extracellulaire qui attire les positivités adjacentes (Figure IV). Le seuil liminaire est atteint dans la zone en aval (vers l'extrémité distale de l'axone) où les ions Na^+ entrent à leur tour. Le potentiel d'action se propage ainsi de proche en proche sans perdre d'intensité. Il renaît constamment de la base de l'axone jusqu'aux boutons synaptiques.

Le potentiel d'action ne se propage que dans un sens grâce à la période réfractaire relative. L'augmentation du seuil liminaire et l'hyperpolarisation empêchent

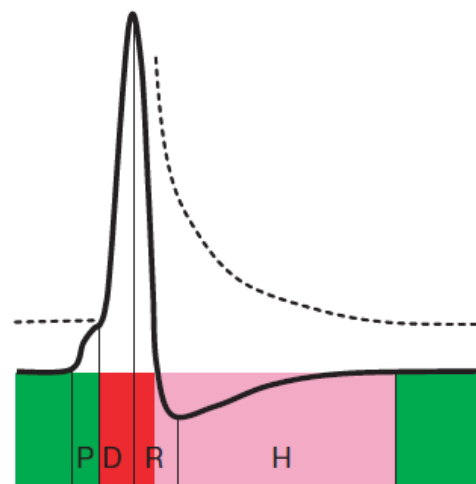


Figure III : Les quatre phases d'un potentiel d'action (La courbe pleine correspond à valeur du potentiel en fonction du temps ; la courbe discontinue représente la valeur du seuil liminaire). P : le PPSE atteint le seuil liminaire. D : dépolarisation rapide. R : repolarisation rapide. H : hyperpolarisation. En vert : potentiel de repos, le neurone est normalement excitable. En rouge : période réfractaire absolu ; en rose : période réfractaire relative.

Source : Vibert et al. (2011)

le potentiel membranaire d'atteindre à nouveau le seuil liminaire, et empêche ainsi un retour en arrière du potentiel d'action.

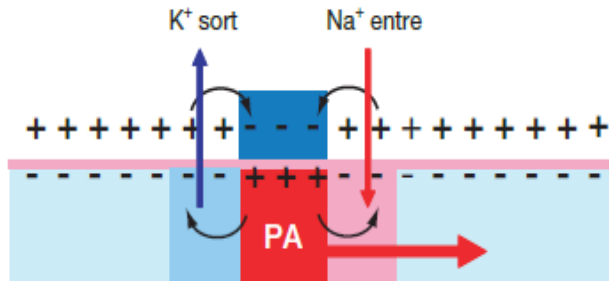


Figure IV : Principe de propagation d'un potentiel d'action (PA). Il ne se propage que dans un sens grâce à la période réfractaire. La grosse flèche rouge indique le sens de propagation du potentiel.

Source : Vibert et al. (2011)

La propagation d'un potentiel d'action se termine dans les boutons synaptiques, qui sont connectés aux dendrites ou au corps cellulaire d'autres neurones (ou à d'autres cellules comme les fibres musculaires pour les motoneurones). Ce sont des connections synaptiques, qui transmettent l'information nerveuse grâce aux neurotransmetteurs.

1.2.3 La synapse

Un neurone du SNC établit un minimum de mille synapses avec d'autres neurones, et en reçoit au moins autant entre ses dendrites et son corps cellulaire. Le nombre total de synapses dans le cerveau est estimé à 10^{25} .

Un complexe synaptique comprend trois parties, l'élément pré-synaptique (le bouton synaptique du neurone pré-synaptique, qui contient des vésicules remplies de neurotransmetteurs), la fente synaptique (entre 20 et 50 μm , dans laquelle seront libérés les neurotransmetteurs), et l'élément post-synaptique (dont la membrane contient des récepteurs spécifiques aux neurotransmetteurs). Les neurotransmetteurs sont des substances chimiques synthétisées dans le cytoplasme des axones, bien souvent directement dans les terminaisons axonales, et stockées dans les vésicules synaptiques.

La transmission synaptique

La figure V schématise le principe de fonctionnement d'une synapse. L'arrivée d'un potentiel d'action au niveau d'un bouton synaptique entraîne l'ouverture des canaux Ca^{2+} présents sur la membrane de ce bouton. Le Ca^{2+} entre et favorise la fusion des vésicules synaptiques avec la membrane, ce qui entraîne la libération des neurotransmetteurs dans la fente synaptique ; c'est l'exocytose. Les neurotransmetteurs

vont se fixer à leurs récepteurs spécifiques sur la membrane de la cellule post-synaptique, ce qui ouvre des canaux ioniques pour laisser entrer ou sortir des ions. Un potentiel post-synaptique est né. Le temps nécessaire à la transmission synaptique est plus long que le temps de conduction du potentiel d'action le long de l'axone, c'est le délai synaptique.

La synapse transforme un message électrique en message chimique pour le transmettre à la cellule post-synaptique, dans laquelle il redevient un message électrique. L'existence de circuits électriques dans le système nerveux nous permet d'étudier le cerveau de manière non invasive en captant les courants électriques qui se répandent jusqu'à l'extérieur de l'organisme. C'est ce qu'utilise l'électroencéphalographie, en enregistrant les signaux électriques à la surface du crâne.

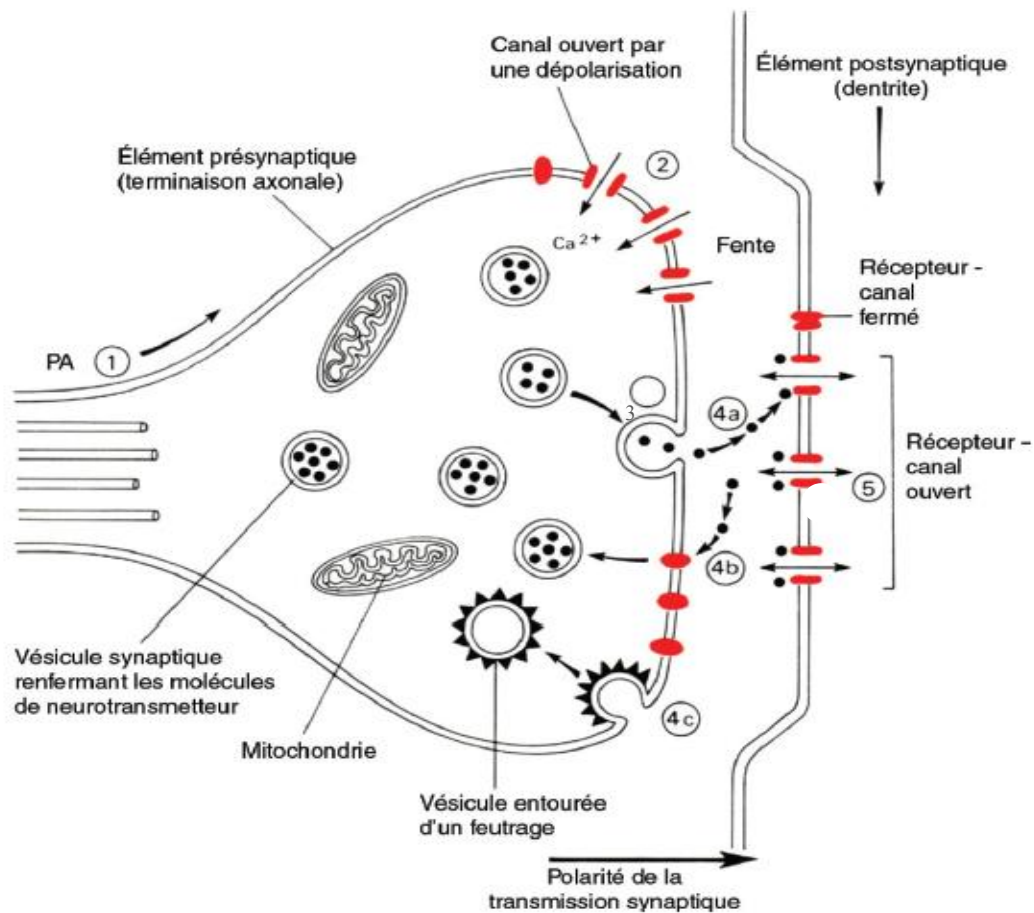


Figure V : Schéma d'une synapse. Les mitochondries apportent l'énergie nécessaire à la libération des neurotransmetteurs. 1 : arrivée du potentiel d'action. 2 : entrée du Ca^{2+} . 3 : exocytose. 4a : fixation des neurotransmetteurs aux récepteurs spécifiques, et ouverture des canaux post-synaptiques. 4b : retour des neurotransmetteurs dans les vésicules pré-synaptiques. 4c : recyclage des vésicules

Source : Vibert et al. (2011)

1.3 L'électroencéphalographie

Des électrodes sont réparties sur le scalp de l'individu dont on étudie l'activité électroencéphalographique, et reliées à un amplificateur qui augmente le signal et permet de voir à l'œil nu des déflexions de l'ordre du μV (microvolt). Les données enregistrées représentent le voltage de chaque électrode en fonction du temps. Une électrode capte l'activité simultanée de milliers de neurones, l'activité d'un neurone

unique étant trop faible pour être visible en plus d'être noyée dans le flux des décharges continues de milliers d'autres neurones. Nous allons voir que les signaux EEG prennent leur source dans la couche la plus superficielle du néocortex et représentent majoritairement l'activité des cellules pyramidales².

1.3.1 Les couches du cortex

Les neurones sont organisés en 6 couches dans le néocortex, la couche 1 étant la plus superficielle, et la couche 6 la plus profonde (Figure VI). Un EEG capte principalement

l'activité électrique de la couche 1 pour deux raisons. La première est qu'elle est la couche la plus proche de l'électrode. La deuxième est qu'elle est constituée en grande partie des dendrites des cellules

pyramidales. Nous avons vu que les potentiels post-synaptiques restent nettement plus longtemps dans une même zone que les

potentiels d'action (10 à 100 ms pour les potentiels post-synaptiques contre moins de 1 ms pour les potentiels d'action) ; pour cette raison l'EEG capte essentiellement l'activité post-synaptique dont la source est majoritairement dans les dendrites des neurones. Ainsi l'EEG capte principalement les signaux électriques provenant de l'arbre dendritique des cellules pyramidales.

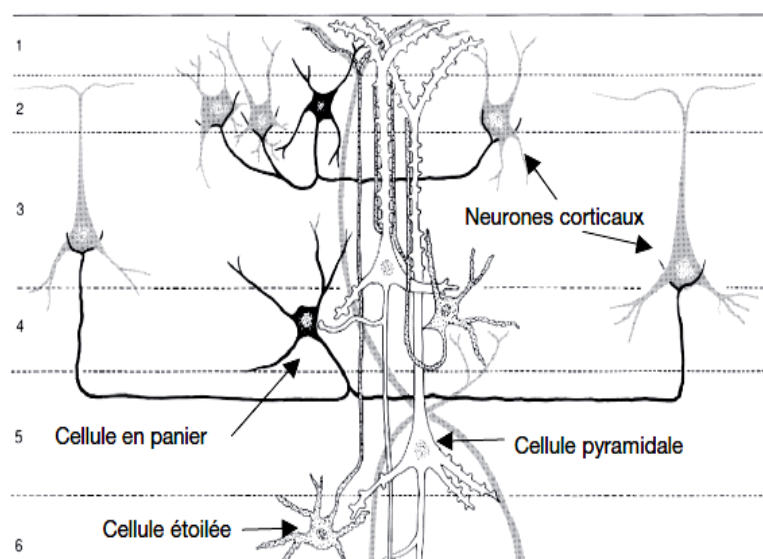


Figure VI : Les couches du néocortex. La couche 1 (en haut) est constituée essentiellement de dendrites, les corps cellulaires des neurones pyramidaux se situent dans la couche 5. L'EEG capte principalement l'activité post-synaptique au niveau des dendrites des neurones pyramidaux.

Source : Vibert et al. (2011)

² Cellules constituant la voie efférente du cortex (Vibert et al., 2011).

1.3.2 Le signal capté par les électrodes

L'excitation d'un neurone résulte de l'augmentation de charges + dans son cytoplasme, donc de charges – à l'extérieur de sa membrane. La localisation de la charge – à l'extérieur du neurone est nommée le « puit », et de part et d'autre de ce puit se trouvent des « sources » positives (Figure VII). Si une électrode est située à proximité d'un puit, elle enregistre un signal négatif. Si elle est située à proximité d'une source, elle enregistre un signal positif. Bien entendu, l'électrode doit enregistrer les potentiels de puits ou de sources de milliers de neurones simultanément afin qu'il en résulte une négativité ou une positivité dans le signal.

Afin d'aboutir à une différence de potentiel notable (c'est-à-dire une positivité ou une négativité au niveau de l'électrode), deux conditions sont à remplir :

- A. Les cellules nerveuses excitées doivent être parallèles. Dans le cas contraire, les potentiels électriques se répandent aléatoirement dans toutes les directions, et statistiquement, le signal résultant a de grandes chances d'être nul.
- B. L'excitation des cellules nerveuses doit être synchronisée (pour que les signaux arrivent en même temps à l'électrode, et s'additionnent).

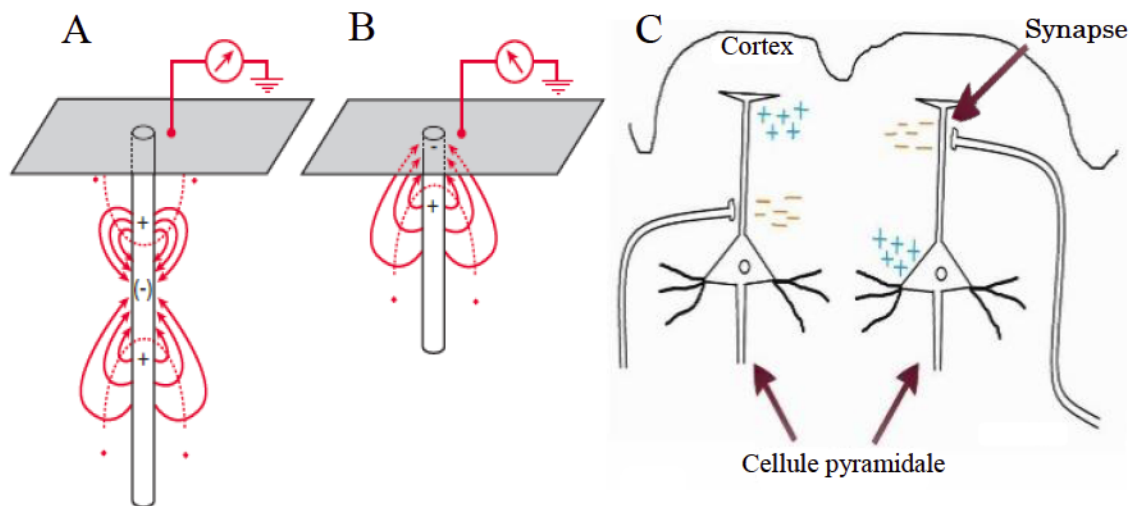


Figure VII : Principe d'enregistrement des potentiels à la surface du crâne. La surface grise représenterait le crâne. **A.** Signal positif (flèche pointée en haut à droite). **B.** Signal négatif (flèche pointée en haut à gauche). **C.** Illustration au niveau des cellules pyramidales.

Source : Vibert et al. (2011)

Ces deux conditions sont remplies par les cellules pyramidales, ce qui explique qu'elles soient à l'origine de la plus grande partie du signal EEG. Il faut cependant faire attention à l'interprétation des données. Les cellules pyramidales sont perpendiculaires à la surface corticale, mais celle-ci est organisée sous forme de circonvolutions. Cela signifie que si une circonvolution est parallèle aux os du crâne, les cellules pyramidales sont perpendiculaires à celui-ci; le signal est capté par l'électrode située au niveau des cellules excitées. Mais si une circonvolution est perpendiculaire aux os du crâne, les cellules pyramidales sont parallèles à celui-ci, et cela peut créer des dipôles captés par des électrodes éloignées, et ainsi compliquer l'interprétation des données EEG. Les circonvolutions forment aussi des coudes, où les cellules pyramidales se trouvent en biais par rapport au crâne. Le signal EEG se trouve diffus spatialement. Par contre les signaux électriques se répandent très rapidement, ce qui donne au signal EEG une excellente résolution temporelle.

La bonne résolution temporelle de l'EEG lui permet d'enregistrer les fréquences d'activation du cortex cérébral, c'est-à-dire la fréquence d'arrivée des potentiels post-synaptiques.

1.3.3 Le domaine fréquentiel

Pour chaque électrode, le signal électroencéphalographique brut se compose du voltage enregistré dans le temps. Plusieurs filtres sont appliqués pour supprimer les données relevant du bruit (voir les procédures expérimentales de l'article). Par la suite, le voltage brut peut être décomposé en plusieurs sinusoïdes correspondant chacune à une fréquence d'activité neuronale. L'amplitude d'une sinusoïde donne la puissance de l'activité cérébrale dans cette fréquence d'activation, une puissance qui peut être étudiée en fonction du temps grâce au logiciel EEGLAB (Delorme and Makeig, 2004). Plus les décharges de différents neurones vont être synchronisées dans une fréquence donnée, plus la puissance de cette fréquence sera élevée. Inversement, moins les décharges vont être synchronisées, moins la puissance sera élevée (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999).

Les fréquences d'activité cérébrale enregistrées par un EEG vont de 0 à plus de 100 Hz. Dans la littérature, pour simplifier l'étude fréquentielle, ce large éventail est divisé en plusieurs bandes de fréquences : les ondes delta (1-4 Hz), thêta (4-8Hz), alpha (8-14Hz), bêta (14-30 Hz) et gamma (>30 Hz) (Arnal and Giraud, 2012; Clayton et al., 2015). Les limites entre ces bandes de fréquences sont à titre indicatives et régulièrement modulées selon les études. L'étude de la puissance d'activation d'une bande de fréquence est possible en moyennant la puissance de l'activité cérébrale de chaque fréquence de cette bande. Dans notre article, nous nous intéresserons à l'activité des bandes de fréquences thêta, alpha et bêta lors de la planification de mouvements de pointage. Avant d'introduire plus en détail ces bandes de fréquences, nous développerons le principe de contrôle du mouvement par le cerveau humain, notamment travers la théorie des modèles internes.

DEUXIÈME PARTIE :

REVUE DE LITTÉRATURE

2.1 Le contrôle du mouvement par le cerveau

Les mouvements d'un membre sont contrôlés par l'hémisphère controlatéral du néocortex (un mouvement de la main droite est contrôlé par l'hémisphère cérébrale gauche, et inversement). Plusieurs aires cérébrales sont recrutées pour la réalisation d'un mouvement volontaire, les principales sont indiquées dans la figure VIII.

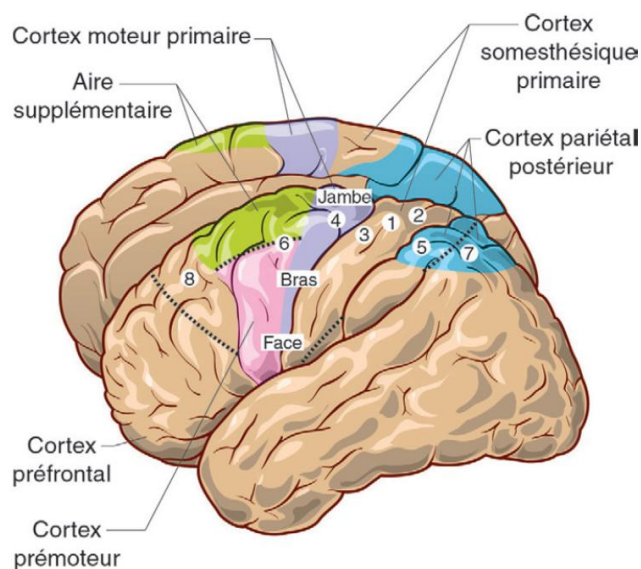


Figure VIII : Les régions du cortex impliquées dans la motricité volontaire. Les chiffres correspondent à la numérotation des aires de Brodmann. Les représentations somatotopiques de la jambe, du bras et de la face sont écrites le long du cortex moteur primaire.

Source : Vibert et al. (2011)

Ces différentes aires cérébrales s'organisent pour déterminer l'intention du mouvement, intégrer les informations sensorielles nécessaires au mouvement, planifier et envoyer la commande motrice au système musculaire qui réalise le mouvement. Parallèlement à l'envoi de la commande motrice par le cortex moteur primaire (Vibert et al., 2011) une copie de cette commande serait envoyée au cervelet, ce qui lui permettrait de prédire les conséquences sensorielles des actions (Shadmehr and Krakauer, 2008). C'est ce que propose la théorie des modèles internes. Après avoir détaillé cette théorie, nous verrons que l'aire motrice supplémentaire (SMA pour Supplementary motor area) pourrait également avoir un rôle à jouer dans la prédiction des conséquences sensorielles des

actions, de même que le cortex moteur primaire (M1) dont nous approfondirons les fonctions.

2.1.1 Les modèles internes

Pour réaliser un mouvement précis, le cerveau doit intégrer la perception du monde extérieur, l'objectif du mouvement et l'état actuel du corps. Par exemple pour prendre une tasse, le cerveau doit connaître la position de la tasse dans l'espace (par rapport à son propre corps), l'objectif du mouvement (prendre la tasse), ainsi que la position initiale de la main afin de réaliser la bonne commande motrice qui emmène directement la main à la tasse.

Dans la recherche sur la compréhension du contrôle du mouvement par le cerveau, plusieurs découvertes ont amené les scientifiques à définir le concept de modèles internes. Cette expression signifie que le cerveau « modélise » l'intégration des lois physiques en interactions avec ses systèmes sensoriels et moteurs, et qu'il « intériorise » ces interactions sous forme de circuits neuronaux spécifiques (Lebon et al., 2013). Chaque loi physique, chaque relation entre le corps et l'environnement représente un modèle interne « intériorisé » par le cerveau. L'utilisation d'outils pour interagir avec l'environnement nécessite l'acquisition de nouveaux modèles internes (Blakemore and Sirigu, 2003).

D'après cette représentation conceptuelle, la volonté du mouvement passe par ce qui est appelé le modèle inverse, qui, grâce aux modèles internes enregistrés dans le cerveau, consiste à concevoir une commande motrice répondant au plus près possible au mouvement désiré. Parallèlement, une copie de cette commande motrice, appelée copie d'efférence, est générée afin de permettre au cerveau de prédire les conséquences sensorielles de l'action (toujours grâce aux modèles internes) ; c'est le modèle direct ou modèle prédictif. A la suite du mouvement, les réelles afférences sensorielles sont comparées à celles prédites, ce qui permet de mettre à jour les modèles internes (Wolpert and Flanagan, 2001). Nous nous intéresserons ici essentiellement au modèle direct, et notamment aux différentes régions du cerveau qui pourraient y contribuer.

Le modèle prédictif

Le modèle prédictif a été considéré en premier par von Helmholtz au 19^{ème} siècle. Le problème était de savoir comment se fait-il que notre représentation du monde reste stable, alors que nous bougeons constamment les yeux. Pour connaître la position d'un objet dans l'espace, le cerveau doit connaître la position de l'image de l'objet sur la rétine, mais aussi la position de l'œil dans son orbite (la position de l'œil par rapport au corps). Exerçant une légère pression sur ses yeux avec ses doigts, créant ainsi un léger mouvement des yeux sans utiliser les muscles oculomoteurs, Helmholtz avait l'impression de voir l'environnement se déplacer légèrement alors qu'il se doutait bien que cette sensation résultait du mouvement passif de ses yeux. Il a ainsi proposé que le cerveau prédit la position des yeux dans les orbites en utilisant une copie de la commande motrice utilisée par les muscles oculomoteurs, plutôt que de percevoir leur position de manière sensitive (Wolpert and Flanagan, 2001). Cette prédiction permettrait de percevoir le monde en temps réel, outrepassant les délais nécessaires au traitement des informations visuelles. L'idée d'une copie de la commande motrice est reprise avec l'apparition des termes « copie d'efférence » et « décharge corollaire » au milieu du 20^{ème} siècle. La copie d'efférence serait une copie de la commande motrice qui permettrait de générer une prédiction des conséquences sensorielles des actions. Cette prédiction correspondrait à la décharge corollaire. En d'autres termes, la copie d'efférence permettrait de créer la décharge corollaire (Bubic et al., 2010). Une telle prédiction peut avoir plusieurs utilités.

Les différents rôles de la prédiction

Prenons un individu qui tient un cylindre verticalement dans une main. De l'autre main il tape sur le dessus du cylindre, créant ainsi une force instantanée vers le bas. L'individu doit instantanément augmenter sa force de préhension pour éviter que le cylindre lui glisse des mains, et c'est ce qu'il fait. A l'inverse si un second individu vient taper sur le cylindre, cet objet va glisser avant que le premier individu ait eu le temps d'augmenter sa force de préhension. Ainsi la prédiction dans la première situation permet à l'individu d'agir en temps réel, sans délai (Wolpert and Flanagan, 2001). Elle lui donne également la possibilité d'avoir une réponse appropriée à la situation, précise autant dans la vitesse que dans la qualité de l'exécution, ainsi que de libérer des

ressources attentionnelles. La pré-activation des aires cérébrales concernées par la prédiction permet de réduire le besoin de traitement de l'information sensorielle une fois celle-ci arrivée, et donc d'allouer des ressources attentionnelles sur d'autres éléments pertinents (Bubic et al., 2010).

Avec un système de prédiction bien précis, les afférences sensorielles prédites sont associées aux mouvements de l'individu (réafférences), alors que les afférences sensorielles non prédites semblent venir de mouvements de l'environnement (exafférences; Green and Angelaki, 2010). Lorsqu'un singe placé sur une plateforme tourne la tête, son système vestibulaire perçoit le mouvement de la tête dans l'espace, et son système proprioceptif perçoit le mouvement de la tête par rapport au corps. Le cerveau associe ces deux perceptions au mouvement volontaire de la tête, elles sont intégrées dans le cerveau sous forme de réafférences. Si la plateforme tourne en même temps que le singe tourne la tête, le mouvement de la tête par rapport au corps est identique, la perception proprioceptive reste une réafférence. Par contre le mouvement de la tête dans l'espace est différent (parce que le corps bouge), modifiant l'afférence vestibulaire. L'afférence vestibulaire prédite est soustraite à la réelle afférence vestibulaire, et la différence donne l'exafférence. L'information vestibulaire contient donc une réafférence, que le singe va associer à son propre mouvement de tête, et une exafférence que le singe va associer à un mouvement de l'environnement, c'est-à-dire au mouvement de la plateforme (Green and Angelaki, 2010). Ainsi, suite à un mouvement, l'ensemble des afférences sensorielles est divisé entre les réafférences et les exafférences.

Prédire les conséquences sensorielles de ses actions permettrait aussi de réduire l'incertitude due au bruit sensoriel constant (Wolpert and Flanagan, 2001), nous aidant ainsi à avoir une représentation fluide de notre corps et de l'environnement. Enfin, le modèle prédictif nous aide à estimer l'état de notre propre corps. Par exemple, la prédiction proprioceptive d'un membre prédit sa localisation en temps réel. Gandevia et al. (2006) ont testé cette hypothèse par déafférentation, c'est-à-dire qu'une anesthésie supprimait tous les retours proprioceptifs au niveau du bras anesthésié. Il était demandé aux sujets de fléchir le poignet anesthésié, sans le regarder, alors que leur main était bloquée de telle sorte que le poignet ne pouvait pas se fléchir. Les sujets ne sentaient pas ce blocage, et après leur commande de flexion du poignet, ils estimaient leur

poignet fléchit alors qu'il ne l'était pas. Plus tard, Smith et al. (2009) ont confirmé que cette perception de flexion du poignet est toujours présente (bien que partielle) en présence d'afférences proprioceptives. Ils ont réalisé une expérience similaire, mais au lieu d'être anesthésiés, les sujets étaient paralysés du poignet. C'est-à-dire qu'en présence d'afférences proprioceptives, même s'ils n'étaient pas capable de fléchir le poignet de par la paralysie, le fait d'essayer les conduisait à estimer leur poignet fléchit. Il paraît donc évident que suite à un mouvement actif, les prédictions sensorielles permettent une meilleure précision dans la localisation d'un membre que lorsque celui-ci est bougé passivement (sans commande motrice, donc juste avec les afférences proprioceptives).

Ainsi la prédiction des conséquences sensorielles des actions permet de compenser les bruits et les délais sensoriels, nous accordant une perception fluide et en temps réel de notre corps et de l'environnement. Elle aide à la précision de nos actions, nous permet de déterminer quelles sensations résultent de nos propres actions, et nous libère des ressources attentionnelles. Cependant, tout cela est valable seulement si les prédictions sont bonnes. Une mauvaise prédiction donne lieu à une afférence non attendue, correspondant à une exafférence. La formulation des prédictions peut être optimisée par un modèle bayésien, grâce au poids des expériences antérieures (Körding and Wolpert, 2006). Une fois formulées, les prédictions sont comparées avec les réelles afférences sensorielles, ce qui détermine les erreurs de prédiction et permet de mettre à jour le modèle prédictif (Wolpert and Flanagan, 2001).

Comparaison des prédictions avec les réelles afférences sensorielles

Comparer les prédictions émises suite à un mouvement avec les réelles afférences sensorielles donne lieu à une erreur de prédiction qui correspond à l'incongruence entre le vrai retour sensoriel et le retour prédit. Cette erreur de prédiction est ce que le cerveau cherche à minimiser (Friston and Stephan, 2007), ce qui permet l'apprentissage moteur avec l'amélioration des modèles internes. Le réseau synaptique associé au modèle interne est modifié grâce à la plasticité synaptique, ce qui crée un changement dans le modèle correspondant à l'apprentissage (Wolpert et al., 2003). L'erreur de prédiction est l'information la plus pertinente pour le cerveau, car elle est sa plus grande source

d'apprentissage. Cela explique pourquoi les ressources attentionnelles d'un individu ont tendance à être déviées vers l'erreur de prédiction perçue (Bubic et al., 2010). Les informations correctement prédites sont juste des confirmations de la prédiction, ainsi elles facilitent le traitement de l'information en l'anticipant, sans faire appel aux ressources attentionnelles.

La facilitation du traitement des informations sensorielles correctement prédites entraîne le phénomène d'atténuation sensorielle, à savoir que les perceptions sensorielles associées à des afférences prédites sont réduites par rapport à celles associées à des afférences non prédites (Wolpert and Flanagan, 2001; Roussel et al., 2013). Shergill et al. (2003) ont mis en évidence ce phénomène en montrant qu'une pression exercée par soi-même sur son propre doigt est perçue moins fortement que si la pression est exercée par l'intermédiaire d'un élément extérieur. Les sujets devaient exercer une pression sur leur index gauche soit avec l'index droit, soit en contrôlant un joystick. La consigne était d'exercer une pression toujours de même intensité. Les auteurs ont montré que les sujets exerçaient une pression plus forte avec leur index droit qu'avec le joystick, affirmant qu'ils percevaient la pression de même intensité. Cela signifie que la perception était atténuée lorsque la pression était exercée directement avec l'index droit, traduisant le phénomène d'atténuation sensorielle. Le mouvement de l'index droit permet de faire une prédiction sur la pression, alors que contrôler le joystick n'est pas associé à un mouvement de pression et ne permet pas une telle prédiction par le cerveau.

Bays et al. (2006) voulaient s'assurer que ce phénomène d'atténuation sensorielle résulte bien d'une prédiction concernant le mouvement, et non d'une intégration des multiples afférences sensorielles générées pendant la réalisation du mouvement. Utilisant un protocole similaire à Shergill et al., les sujets devaient exercer une pression avec leur index droit sur leur index gauche. Le dispositif était créé de manière à ce que les sujets réalisent correctement le mouvement, mais que ce soit un générateur de force qui exerce la pression sur l'index gauche. Dans une condition, les sujets exerçaient une pression sur une plateforme, simulant un contact avec l'index gauche, dans une autre condition l'index droit exerçait un mouvement dans le vide, simulant un échec de la pression (la pression était quand même exercée sur l'index gauche par le générateur de force). Dans une condition contrôle, la pression était

exercée 500 ms après le mouvement de l'index droit, pour avoir une absence d'atténuation (Bays et al., 2005). Les auteurs ont observé une atténuation autant dans la condition simulant un contact que dans la condition d'échec de la pression. Cela signifie que l'atténuation est bien le résultat d'une prédiction liée à la commande motrice, car si elle venait des afférences pendant le mouvement, l'échec de la pression aurait informé le cerveau que le contact n'a pas eu lieu, ce qui aurait empêché l'atténuation.

Ainsi une prédiction des conséquences sensorielles des actions, dérivée d'une copie d'efférence de la commande motrice, semble aboutir à une atténuation sensorielle dans le cas où la prédiction correspond à la réelle afférence sensorielle. Utilisant ce phénomène, plusieurs évidences tendent à montrer que le cervelet a un rôle particulier à jouer dans la prédiction des conséquences sensorielles des actions.

Le cervelet en prédicteur des conséquences sensorielles des actions

L'expérience de Blakemore et al. (1998) est peut-être l'une des plus connue dans la littérature sur les modèles internes, elle traite du fait que nous ne sommes pas capable de nous chatouiller nous-même, preuve du phénomène d'atténuation sensorielle. Utilisant un dispositif dans lequel les participants pouvaient réaliser un mouvement d'un doigt (mobilisant une baguette) provoquant ou non un stimulus tactile dans le creux de l'autre main, les auteurs ont comparé quatre conditions. Le sujet mobilise la baguette créant une stimulation tactile, ne créant pas de stimulation tactile, l'expérimentateur mobilise la baguette créant une stimulation tactile, ou ne créant pas de stimulation tactile. Une sensation de chatouillis apparaît quand l'expérimentateur provoque la stimulation tactile, mais pas quand le sujet la provoque, montrant l'atténuation sensorielle. En imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), quand le mouvement du sujet provoque un stimulus tactile, moins d'activité a été relevée dans le cervelet associé à une désactivation des aires somatosensorielles (c.à.d. somesthésiques), par rapport à quand il n'en provoque pas. Une implication du cervelet dans la prédiction des conséquences sensorielles des actions a donc été suggérée.

Nowak et al. (2007) ont réalisé une expérience avec des patients atteint d'agénésie du cervelet pour en arriver à une conclusion similaire. Les sujets tenaient un panier d'une main, et de l'autre ils devaient lâcher une balle pour la laisser tomber dans

le panier. La force de préhension de la main qui tient le panier était enregistrée. Les sujets sains augmentaient leur force de préhension avant que la balle ne tombe dans le panier, alors que les patients n'ayant pas de cervelet n'augmentaient pas la force de préhension en anticipation à la chute du panier. Ainsi les patients ne semblaient pas capables de prédire (au niveau moteur) que le fait de lâcher la balle allait faire tomber le panier.

Il semblerait que le cervelet soit une partie du cerveau impliquée dans la prédiction des conséquences sensorielles des actions. Il intérioriserait les modèles internes et recevrait la copie d'efférence, ce qui lui permettrait d'élaborer des prédictions (Blakemore and Sirigu, 2003). Ces derniers auteurs discutent également d'un rôle potentiel du cortex pariétal dans la formulation de prédictions, mais pour des prédictions qui relèveraient plutôt de la planification des mouvements et/ou qui seraient accessibles par la conscience. Les prédictions élaborées par le cervelet pourraient rester purement sensorimotrices, inaccessibles à la conscience. Outre cela, certains auteurs suggèrent une implication d'autres aires cérébrales dans le modèle prédictif, parmi elles l'aire motrice supplémentaire.

L'aire motrice supplémentaire dans le modèle prédictif

Haggard et Whitford (2004) ont utilisé la stimulation magnétique transcrânienne (TMS pour Transcranial Magnetic Stimulation) pour tester l'implication de l'aire motrice supplémentaire (SMA) dans le modèle prédictif. La TMS est un appareil permettant d'envoyer une impulsion électrique dans une région du cortex afin d'exciter les neurones de cette région. Une stimulation TMS d'une aire du cortex moteur primaire entraîne une contraction des muscles associés à cette aire, si la stimulation est d'intensité suffisante (ex : une impulsion sur l'aire de la main provoque une contraction des muscles de la main controlatérale) ; un potentiel évoqué moteur est visible par électromyographie. Utilisant cette technique, Haggard et Whitford ont stimulé par TMS l'aire corticale du muscle premier dorsal interosseux sur le cortex moteur primaire gauche des sujets. Deux stimulations successives étaient réalisées, les sujets ayant le choix de réaliser ou non une flexion de l'index droit au moment de la première stimulation. Les sujets devaient déterminer laquelle des deux stimulations était la plus

forte. Ils estimaient les stimulations moins fortes lorsqu'ils réalisaient une flexion du doigt, ce qui démontre le phénomène d'atténuation sensorielle. Pour certains essais, juste avant la stimulation TMS sur le cortex moteur primaire, une pré-stimulation était induite sur le SMA avec une deuxième TMS. Cette stimulation réduisait, voire supprimait l'atténuation sensorielle. Les auteurs en ont conclu que le SMA a un rôle important à jouer dans le modèle prédictif, en envoyant une efférence³ utilisée par d'autres aires cérébrales pour moduler l'activité sensorielle. Cette idée est appuyée par Gómez et al. (2004) selon qui le SMA recruterait les aires sensorielles et motrices pour les préparer à un lien perception-action.

Utilisant les mêmes outils, Voss et al. (2006) ont demandé à des sujets de déterminer quel stimulus électrique était le plus fort parmi deux, un sur l'index droit et un sur l'index gauche. Dans certaines conditions les sujets effectuaient un mouvement de l'index droit, ce qui engendrait le phénomène d'atténuation (un stimulus plus important sur le doigt droit était nécessaire pour atteindre l'égalité subjective). Les auteurs ont observé cette même atténuation lorsqu'ils délayaient le mouvement par TMS sur M1 (le mouvement était réalisé après le stimulus). Ils en ont déduit qu'une efférence utilisée pour l'atténuation sensorielle était générée en amont de M1 (en tout cas avant l'envoi de la commande motrice par M1), dans la planification, donc potentiellement dans le SMA.

Le SMA pourrait donc avoir un rôle à jouer dans le modèle prédictif. Cependant, si l'atténuation est liée à un mouvement dans les deux expériences présentées, elle apparaît pour un stimulus généré pendant le mouvement, et non pour un stimulus causé par le mouvement (la perception du mouvement du doigt n'était pas contrôlée). Ce n'est donc pas une réafférence due à une prédiction des conséquences sensorielles des actions. Il est fort probable que l'atténuation soit tout de même liée à une telle prédiction, mais nous ne pouvons pas l'affirmer. Par contre, il semblerait que le SMA favorise le lien entre les mouvements et les perceptions, notamment leurs conséquences sensorielles (Waszak et al., 2012). Il pourrait très bien envoyer une efférence aux aires sensorielles pour les préparer à recevoir les afférences liées au mouvement, et laisser le soin au cervelet de prédire précisément les conséquences sensorielles des actions.

³ voie nerveuse conduisant l'information hors du système nerveux central, ou hors du centre nerveux ou de l'organe considéré (Vibert et al., 2011)

Waszak et al. (2012) suggèrent que le cervelet se charge de prédire les conséquences sensorielles pour des actions complexes, des mouvements fins, alors que le SMA serait plus impliqué dans des mouvements globaux, plus simples, liés à une prise de décision.

La théorie des modèles internes est encore la plus commune de nos jours, en ce qui concerne le contrôle moteur. Cependant certaines alternatives voient le jour comme la théorie de l'inférence active, selon laquelle le cerveau fonctionnerait essentiellement par prédictions, notamment en ce qui concerne la commande motrice générée par M1 (Adams et al., 2013). D'après cette théorie, le cortex moteur primaire aurait un rôle de prédicteur des conséquences sensorielles des actions (Gandolla et al., 2014).

2.1.2 Le rôle du cortex moteur primaire

Le cortex moteur primaire (M1) est considéré comme la région corticale qui envoie la commande motrice vers la moelle épinière, où les motoneurones⁴ prennent le relais pour activer les muscles. Cette aire du cerveau est organisée sous forme somatotopique, c'est-à-dire que chaque région de M1 contrôle une région spécifique du corps (Figure IX). La stimulation d'une zone de M1 crée une activation musculaire dans la région du corps associée. Plus une région du corps est impliquée dans des mouvements fins, élaborés, plus son aire corticale associée dans M1 est étendue (l'aire de la main par exemple est très étendue chez

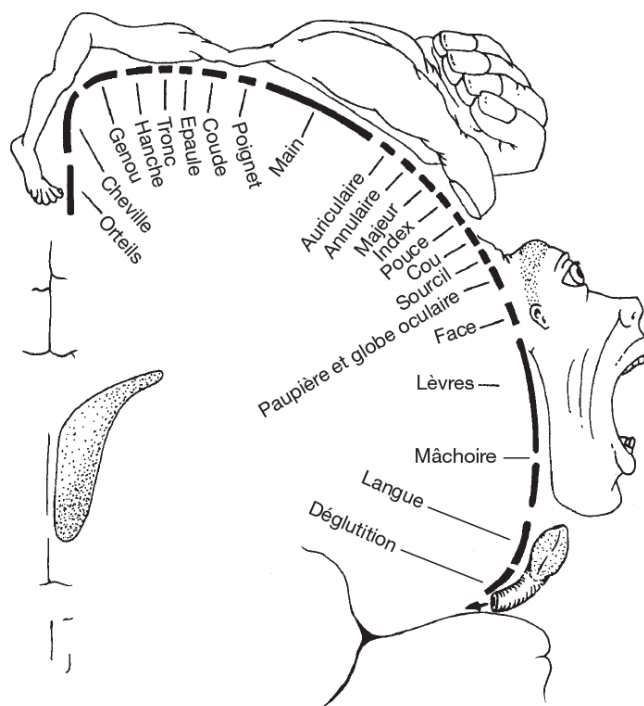


Figure IX : Représentation de l'organisation somatotopique de M1 chez un être humain. La zone des membres inférieurs est située en médial, et la zone de la tête en latéral.

Source : Vibert et al. (2011)

⁴ neurones qui innervent les muscles pour la réalisation des mouvements, ils représentent la voie finale commune de la motricité (Vibert et al., 2011)

l'être humain sain ; Vibert et al., 2011).

Si le cortex moteur primaire est dédié à l'envoi des commandes motrices pour activer les muscles qui produisent les mouvements, il serait intéressant de se demander ce qu'est une commande motrice avant de chercher à déterminer d'autres rôles potentiels de M1 comme l'envoi de prédictions concernant les retours sensoriels. Comment M1 intègre-t-il la force, la vitesse, la direction du mouvement à produire ? Est-ce qu'il sélectionne, coordonne les muscles à activer, ou se contente-t-il d'envoyer une commande déjà toute prête ? Le mouvement étant fortement lié au contexte sensoriel, M1 est-il sensible aux afférences sensorielles, ou laisse-t-il ce travail entièrement à d'autres aires du cerveau ? Plusieurs études se sont penchées sur ces questions et cherchent à nous éclairer, dans la mesure du possible compte tenu des avancées technologiques développées jusqu'à nos jours.

La commande motrice du cortex moteur primaire

Que signifie envoyer une commande motrice ? Que « code » cette commande pour que d'un signal nerveux découle des contractions musculaires qui produisent un mouvement ? Contrôlant des charges sur la flexion ou l'extension du poignet chez des singes, Evarts a révélé en 1968 que la fréquence d'activation des neurones de la voie pyramidale était majoritairement liée à la force exercée pour réaliser le mouvement (Evarts, 1968). Il en a été conclu que M1 avait pour rôle principal de commander la force nécessaire au mouvement. Quelques années plus tard, utilisant la même méthode qu'Evarts d'implantation direct de microélectrodes dans le cortex moteur chez des singes, Georgopoulos et al. (1982) ont démontré, pour un mouvement de la main, une sensibilité des neurones à la direction du mouvement. Chaque neurone avait une direction préférée, et s'activait de moins en moins plus le mouvement s'éloignait de cette direction (par exemple, un neurone qui a une direction préférée vers la droite ne s'activera pas, ou très peu, lors d'un mouvement vers la gauche). Ce phénomène a été confirmé par Moran et Schwartz (1999) qui ont en plus montré une influence du temps de mouvement sur l'activité des neurones. Ces derniers auteurs, par une étude complémentaire de l'activité électromyographique de plusieurs muscles du bras et de l'épaule, ont émis la possibilité que le lien entre l'activité des neurones et la direction du mouvement ne soit pas seulement dû à l'activité musculaire. En effet, le plan sur lequel

se trouvaient les huit cibles était vertical, les huit cibles formant un cercle autour du point de départ ; la direction préférée pour l'activité des muscles était majoritairement verticale, vers le haut (pour contrer le poids du membre), alors que la direction préférée pour l'activation des neurones était également réparti entre les huit cibles. Kakei et al. (1999) ajoutent à cela que pour un mouvement de la main, il y aurait plus de neurones (presque le double) liés à l'orientation du poignet que de neurones impliqués dans le recrutement des muscles. Récemment, Eisenberg et al. (2010) ont montré cette sensibilité de M1 à la direction du mouvement chez les humains en utilisant la technique de l'IRMf. Etudiant l'activité des différents voxels du cortex moteur primaire, ils ont déduit le même phénomène de direction préférée des neurones qui a été observé chez les singes. La direction du mouvement semble donc avoir une importance primordiale dans l'activation du cortex moteur primaire.

D'autres caractéristiques du mouvement ont été étudiées de la même manière, et ajoutent toujours une responsabilité au cortex moteur primaire. Par une force isométrique appliquée avec la main, l'activité des neurones diffère lorsque la main reste à la même place pour une force qui change de direction, ainsi que lorsque la direction de la force reste la même mais la position de la main change (Sergio and Kalaska, 1997, 2002). Ainsi le cortex moteur primaire semble être sensible à la position de la main et à la direction de la force appliquée, même sans mouvement. Scott et Kalaska (1997) ont trouvé une différence d'activation de neurones de M1 pour une trajectoire identique de la main, mais une orientation différente du bras (normale le coude en bas, ou en abduction le coude au niveau de l'épaule).

Toutes ces expériences semblent indiquer que le cortex moteur primaire ne code pas seulement la force et le recrutement des muscles, mais qu'il est impliqué dans différentes caractéristiques tels que la direction, le temps de mouvement et la position des membres. Et que cette sensibilité de M1 n'est pas toujours corrélée avec l'activité musculaire, ce qui signifie que ce n'est pas, par exemple, seulement l'activité musculaire engendrant la direction du mouvement qui est codée dans M1, mais bien en parti la direction du mouvement elle-même (droite, gauche...). Il semblerait donc que le cortex moteur primaire soit sensible à autre chose que l'activité musculaire. Une explication possible réside dans la sensibilité aux afférences sensorielles. Plusieurs auteurs ont observé l'influence de différentes afférences sensorielles, avant ou pendant

la réalisation de mouvements, sur le comportement de M1, et les résultats montrent que l'aire cérébrale destinée à l'envoi des commandes motrices n'est pas insensible à ces différents contextes sensoriels préalables à un mouvement.

M1 sensible aux afférences proprioceptives

Rosenkranz et Rothwell (2012) ont montré que l'attention aux sensations proprioceptives pouvait influencer leur intégration dans le cortex moteur primaire avec l'excitabilité de ce dernier. Lorsque le sujet porte attention à une fréquence de vibration sur le court abducteur du pouce, l'interaction entre les afférences proprioceptives et l'excitabilité du cortex moteur primaire (testé par stimulation magnétique transcrânienne (TMS)) est augmentée, alors que quand le sujet cherche à inhiber les mêmes vibrations, l'effet est inverse. L'orientation de l'attention aux sensations proprioceptives a donc une part importante à jouer dans l'activité de M1.

D'autres protocoles ont montré que le cortex moteur peut être sensible au contexte sensoriel sans que les sujets aient besoin de se concentrer sur leurs sensations proprioceptives. Par exemple une stimulation électrique prolongée par TENS (transcutaneous electrical nerve stimulation) à haute fréquence sur la face antérieure de la cuisse réduit l'amplitude du potentiel évoqué moteur (induit par TMS sur l'aire de la cuisse) au niveau du droit fémoral, mais pas au niveau du biceps fémoral (Léonard et al., 2013). Goulet et al. (1994) ont montré qu'une stimulation électrique de 30 minutes sur le muscle soléaire n'influence pas la réponse de ce muscle au réflexe de Hoffmann (même principe qu'un réflexe myotatique, mais par stimulation électrique et non mécanique : une stimulation électrique du nerf tibial au niveau du creux poplité engendre une réponse du muscle soléaire). Nous pouvons donc supposer que dans l'expérience de Léonard et al. (2013), la réduction du potentiel évoqué moteur au niveau du droit fémoral serait due à l'excitabilité corticale et non au niveau spinal ou musculaire. De même, Mima et al. (2004) ont montré qu'une TENS sur l'éminence thénar droite réduit les potentiels évoqués moteurs du court abducteur du pouce. Ils confirment dans la même étude, par un test de stimulation périphérique (F-waves), que les modifications viennent d'un changement d'excitabilité du cortex moteur. M1 semble donc être sensible au retour proprioceptif du muscle qu'il veut activer.

Ridding et al. (2000, 2001) soutiennent également une modulation du cortex moteur primaire suite à une stimulation proprioceptive. Selon eux, après une stimulation électrique prolongée du nerf ulnaire (2h), les aires cérébrales de l'adducteur du petit doigt, et du premier dorsal interosseux (qui sont innervés par le nerf ulnaire) sont agrandis (cartographie par TMS), alors que l'aire du court abducteur du pouce (qui n'est pas innervé par le nerf ulnaire) n'est pas agrandie. Une étude complémentaire de stimulation périphérique confirme que l'augmentation de l'aire d'excitabilité des deux muscles innervés par le nerf ulnaire est due à des changements corticaux. Leurs résultats sont en faveur d'une facilitation du potentiel évoqué moteur suite à une stimulation électrique, résultats qui sont ressortis de plusieurs études (Charlton et al., 2003; Knash et al., 2003; Uy and Ridding, 2003). Cela diffère des résultats de Léonard et al. et de Mima et al. qui ont trouvé une diminution de l'amplitude du potentiel évoqué moteur suite à la stimulation électrique. Cette différence pourrait être due à l'intensité de la stimulation électrique ; une stimulation au-dessus du seuil d'activation motrice serait à l'origine d'une facilitation de l'excitabilité du cortex moteur, alors qu'une stimulation sous le seuil d'activation motrice pourrait engendrer une diminution de l'excitabilité du cortex moteur (Chipchase et al., 2011). Quel que soit le résultat de l'électrostimulation, toutes ces études vont dans le sens d'un changement de comportement du cortex moteur primaire suite à une stimulation proprioceptive, ce qui laisse supposer que cette région du cerveau n'est pas seulement dédiée à l'envoi des commandes motrices, mais qu'elle peut aussi moduler son excitabilité en fonction des afférences proprioceptives.

Gandolla et al. (2014) se sont demandé si le cortex moteur pouvait s'activer différemment en fonction du contexte proprioceptif pendant la réalisation d'un mouvement toujours identique. Ils ont étudié l'activité du cortex moteur en IRMf pendant la réalisation d'une flexion de cheville. Ils ont comparé l'activité du cortex moteur dans une condition contrôle (pas de stimulation électrique pendant la réalisation des flexions de cheville) et une condition où ils induisaient une électrostimulation au nerf fibulaire pendant toute une période de répétitions de flexions de cheville. Ils ont observé une augmentation de l'influence du cortex moteur primaire sur le cortex somesthésique primaire. Cela suppose non seulement que l'activation de M1 est dépendante du contexte sensoriel, c'est-à-dire qu'elle varie en fonction des afférences sensorielles (du moins proprioceptives), mais en plus que cette région destinée à l'envoi

des commandes motrices communique directement avec les aires somesthésiques. Cette communication peut être interprétée comme étant une prédiction des conséquences sensorielles des actions, comme le supposerait la théorie de l'inférence active (Adams et al., 2013). Ces derniers auteurs suggèrent que, au lieu de commander une contraction musculaire qui est la cause du mouvement, M1 envoie une commande de conséquences sensorielles à la moelle épinière, et le système réflexe se charge de produire le mouvement qui engendre ces conséquences sensorielles.

M1 sensible aux afférences visuelles

Les afférences proprioceptives semblent intégrées (du moins en partie) dans M1. Ce dernier a donc une certaine sensibilité sensorielle. Certains auteurs suggèrent que des informations visuelles sont également codées dans cette partie du néocortex. Dans une étude d'Alexander et Crutcher (1990), à l'aide d'un curseur, des singes devaient atteindre une cible qui variait entre la droite et la gauche par rapport à la position de départ de la main. Ils contrôlaient le curseur en emmenant la main vers la droite ou la gauche. Dans une condition, le curseur allait dans la même direction que la main, dans une autre le curseur allait dans le sens opposé. Les auteurs ont pu comparer l'activité des neurones du cortex moteur primaire lorsque seul le mouvement de la main changeait (mouvement à droite ou à gauche alors que la cible restait à la même place) et lorsque seule la cible changeait de place (mouvement de la main toujours dans la même direction avec une cible à droite ou à gauche). Ils en ont déduit que M1 est sensible à la fois à la direction du mouvement et à la position de la cible. Les neurones dépendants du mouvement se manifestent majoritairement pendant le mouvement, alors que les neurones dépendants de la cible s'expriment principalement avant le mouvement. Shen and Alexander (1997) ont trouvé des résultats similaires en utilisant une tâche de rotation visuomotrice (le curseur était décalé de 90° par rapport à la direction de la main, dans la condition de rotation). La couleur de la cible aurait aussi son importance dans l'intégration du cortex moteur primaire, lorsque contenant de l'information pertinente pour le mouvement (Zach et al., 2008). Cela suggère que, en plus d'être sensible aux afférences proprioceptives comme nous l'avons vu précédemment, le cortex moteur primaire serait sensible à des aspects visuels du mouvement (position et couleur de la cible visuelle).

De nombreuses études suggèrent que M1 est sensible à la direction du mouvement (Georgopoulos et al., 1982; Alexander and Crutcher, 1990; Shen and Alexander, 1997; Kakei et al., 1999; Moran and Schwartz, 1999; Eisenberg et al., 2010), mais nous venons de voir que M1 tient aussi compte de différents aspects visuels et proprioceptifs d'un mouvement de pointage. C'est pourquoi Eisenberg et al. (2011) ont cherché à savoir si la sensibilité du cortex moteur à la direction du mouvement est due à la vision du membre, ou à la sensation proprioceptive du mouvement. Dans un IRMf, les sujets devaient réaliser une tâche de pointage sur une des cinq cibles présentées en arc de cercle devant eux. Chaque cible était espacée par 45° de ses voisines, elles formaient donc un demi-cercle autour de l'origine. Chaque sujet devait emmener le curseur (contrôlé par un joystick) à la cible qui était préalablement apparue verte. Dans une condition "baseline", la trajectoire du curseur correspondait à la direction indiquée par le joystick. Suite à cela le sujet avait une dizaine de minutes pour s'habituer à la condition "rotation" dans laquelle le curseur était décalé de 45° vers la gauche. Cette fois, pour emmener le curseur à la cible verte, le sujet devait viser la cible se situant 45° à droite. Les auteurs ont ressorti des corrélations positives dans le patron d'activation de M1 entre la condition baseline et la condition rotation pour des mouvements identiques et retours visuels différents, mais aussi pour des retours visuels identiques et mouvements différents. Cela signifie que le cortex moteur primaire est sensible à la fois aux aspects visuels et aux aspects moteurs de la tâche de pointage. Lorsque seul le curseur était présenté aux sujets (pas de mouvement du joystick), aucune activité remarquable n'a été observée dans M1. Cela signifie que M1 est sensible aux composantes visuelles d'une tâche motrice, mais seulement quand la vision est associée à un contrôle par le mouvement.

M1 en prédicteur des conséquences sensorielles des actions

Nous venons de voir que le cortex moteur primaire semble moduler son activité en fonction des afférences sensorielles, autant visuelles que proprioceptives. Mais nous ne savons pas pourquoi il existe une telle modulation dans l'aire cérébrale qui a été associée à l'envoi des commandes motrices au système musculaire. Gandolla et al. (2014) ont fait ressortir la trace d'une communication directe de M1 vers le cortex somesthésique primaire, et ont émis l'hypothèse que cette communication reflète une

prédiction des conséquences sensorielles des actions. Une telle communication pourrait préparer les aires sensorielles à recevoir les afférences dues au mouvement, ce qui enclencherait le phénomène d'atténuation sensorielle (Waszak et al., 2012).

En 2007, Voss et al. ont testé le lien entre le cortex moteur primaire et l'atténuation sensorielle. Utilisant le protocole de Shergill et al. (2003), les sujets devaient exercer une pression sur leur index gauche avec leur index droit, d'intensité égale à une pression exercée précédemment par un générateur de force. Pour une perception égale, les sujets exerçaient une pression plus forte, démontrant le phénomène d'atténuation sensorielle. Les expérimentateurs ont ensuite réduit l'excitabilité du cortex moteur primaire des sujets en utilisant un protocole de « Theta Burst Stimulation » (une TMS répétitive) développé par Huang et al. (2005). Suite à cela, les sujets exerçaient une pression plus proche de celle exercée par le générateur de force, l'atténuation sensorielle avait presque disparue. Les auteurs en ont déduit que la copie d'efférence qui permet de générer la prédiction des conséquences sensorielles des actions n'est pas une copie conforme de la commande motrice, car si l'atténuation était absente, le mouvement était toujours présent. Une réduction de l'excitabilité de M1 étant à l'origine d'une réduction de l'atténuation sensorielle, il a été déduit que M1 est impliqué dans la prédiction des conséquences sensorielles des actions. Même si elle est différente de la commande motrice, il semble que la « copie d'efférence » soit générée par M1. La théorie de l'inférence active suggérerait que cette « copie d'efférence » soit la prédiction des conséquences sensorielles des actions elle-même, et qu'elle serait communiquée directement aux aires sensorielles (Gandolla et al., 2014).

D'autres auteurs associent un rôle de prédicteur à M1. Hughes et Waszak (2011) ont réalisé une association entre l'activation d'un bouton (droit ou gauche) et l'apparition ou non d'un stimulus visuel, de sorte que lorsque les sujets actionnent l'un des boutons, ils prédisent l'arrivée du stimulus, mais pas lorsqu'ils actionnent l'autre bouton. Les auteurs ont observé une augmentation du LRP (Lateralized readiness potential) dans les conditions où les sujets prédisaient l'arrivée du stimulus. Le LRP est un potentiel évoqué observé en EEG avant l'initiation du mouvement, et reflétant la préparation d'un mouvement. Il a été associé au cortex moteur primaire (Coles, 1989; Leuthold and Jentzsch, 2002). Le readiness potential, un potentiel évoqué précédant le mouvement et associé à l'activité du SMA (Praamstra et al., 1996), n'a pas montré de

différences. Ainsi selon Hughes et Waszak, dans leur contexte, le cortex moteur primaire aurait un rôle à jouer dans la prédiction des conséquences visuelles des actions plutôt que le SMA.

Le cortex moteur primaire a donc un rôle beaucoup plus compliqué que de simplement envoyer les commandes motrices aux muscles. Il semble modulé par le contexte sensoriel dans lequel se trouve le sujet avant le mouvement, pendant le mouvement, voire le contexte sensoriel prévu après le mouvement. Ce phénomène a été observé à l'aide de plusieurs méthodes, comme des analyses comportementales, des analyses de potentiels évoqués et de l'IRMf. Par contre nous ne savons pas comment cela se traduit dans l'analyse fréquentielle des données électroencéphalographiques. Or il semblerait que le système moteur puisse jouer un rôle dans la perception sensorielle à travers des mécanismes oscillatoires (Arnal, 2012). Si nous ne prétendons pas étudier l'activité de M1 en EEG, les électrodes centrales ont souvent été utilisées pour étudier les aires sensorimotrices (Stancák and Pfurtscheller, 1995, 1996; Andrew and Pfurtscheller, 1996; Stančák et al., 1997; Mima et al., 1999; Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Neuper and Pfurtscheller, 2001; Tombini et al., 2009; Kuo et al., 2014; Meziane et al., 2015; Athanasiou et al., 2018), réparties autour de la scissure de Rolando (Kilavik et al., 2013), c'est-à-dire au niveau des cortex moteur et somesthésique primaires. En outre, une activité EEG durant la planification d'un mouvement (la désynchronisation en bêta que nous détaillerons par la suite), a été localisée au niveau de M1 par une analyse EEG /IRMf (Kuo et al., 2014). La bonne résolution temporelle de l'EEG va nous permettre d'étudier l'activité fréquentielle des aires sensorimotrices lors de la planification du mouvement, période durant laquelle Hughes et Waszak (2011) ont attribué un rôle de prédicteur à M1 par l'analyse des LRPs.

2.2 L'activité fréquentielle pour le mouvement et la perception

La réalisation d'un mouvement volontaire recrute une bonne majorité des aires cérébrales et implique autant des processus moteurs que des processus perceptifs. Ce large éventail d'activité cérébrale est reflété par une grande activité fréquentielle qui est de plus en plus étudiée. Nous nous intéresserons ici principalement à l'activité

oscillatoire des aires sensorimotrices durant la période de planification du mouvement. Nous étudierons trois bandes de fréquence : bêta (15-30 Hz), thêta (3-7 Hz) et alpha (8-14 Hz). La bande de fréquence bêta est la plus connue dans les aires sensorimotrices pour le mouvement, la bande de fréquence thêta aura une grande implication dans notre question de recherche, et la bande de fréquence alpha sera utilisée essentiellement pour contrôler l'activité des aires visuelles (pariéto-occipitales).

2.2.1 Bêta

La bande de fréquence bêta est largement impliquée dans la réalisation des mouvements, notamment au niveau des aires sensori-motrices, elle est la bande de fréquence la plus étudiée dans cette région (Kilavik et al., 2014).

La puissance en bêta dans les aires sensorimotrices est plus faible lors de la réalisation d'un mouvement ou d'un changement dans l'activité musculaire que lors d'un état stable. Dans une moindre mesure, cela est vrai également pour de l'imagerie motrice et de l'observation de mouvements (Kilavik et al., 2013). 300 ms à 1000 ms après la fin du mouvement, ou au retour à un état de posture stable, l'activité en bêta resynchronise (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Engel and Fries, 2010; Kilavik et al., 2013).

Dans un contexte où le mouvement est prévu à l'avance, la puissance en bêta commence à désynchroniser une à deux secondes avant le mouvement dans les aires sensorimotrices contralatérales, et atteint une valeur minimale autour du signal de départ, ou du début du mouvement (Figure X). Dans la majorité des cas, juste avant le mouvement, la désynchronisation devient bilatérale, et reste bilatérale pendant le

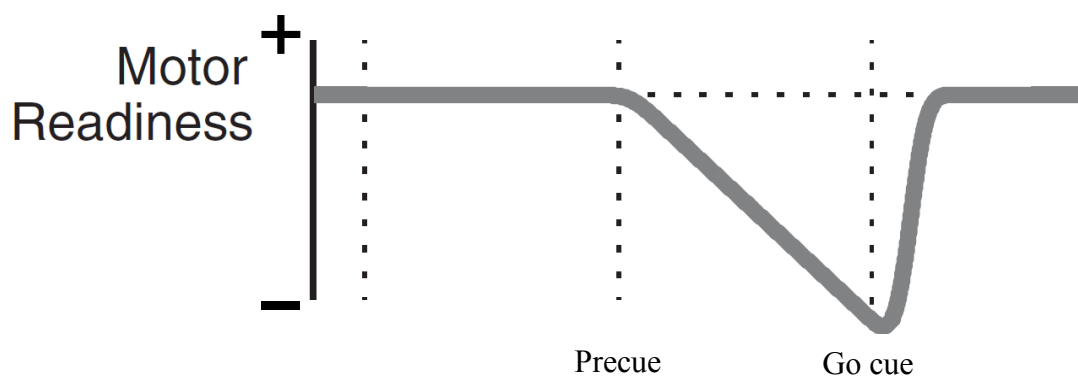


Figure X : Désynchronisation en bêta en préparation à un mouvement. Le graphique représente la puissance dans la bande de fréquence bêta (positif vers le haut, négatif vers le bas) en fonction du temps. Au moment du pré-signal (precue), le sujet commence à se préparer au mouvement. Le signal de départ (Go cue) indique au sujet d'initier le mouvement, ce qu'il fait après un temps de réaction.

mouvement (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Kilavik et al., 2013; Kurz et al., 2016). Nous nous intéresserons ici principalement à cette désynchronisation durant la planification du mouvement. Elle a été relativement bien étudiée, et il semblerait que son amplitude soit modulée par l'incertitude de la direction du mouvement, la charge du mouvement, le fait de se concentrer sur la vitesse ou la précision, le temps de réaction et la prédictibilité du signal de départ (Stančák et al., 1997; Zhang et al., 2008; Tzagarakis et al., 2010; Pastötter et al., 2012; Kilavik et al., 2013; Grent-'t-Jong et al., 2014; Meziane et al., 2015). Moins il y a de cibles potentielles, plus la désynchronisation est grande (Tzagarakis et al., 2010). De même, la désynchronisation est plus grande lorsque deux cibles potentielles sont proches par rapport à deux cibles éloignées (Grent-'t-Jong et al., 2014), lorsqu'il s'agit de soulever des charges lourdes par rapport à des charges légères (Stančák et al., 1997), lorsque le temps de réaction est plus court (Zhang et al., 2008; Tzagarakis et al., 2010; Meziane et al., 2015) et lorsque l'attention est placée sur la vitesse plutôt que sur la précision du mouvement (Pastötter et al., 2012). Elle peut aussi être faible voir absente lorsque le signal de départ est difficilement prédictible (Kilavik et al., 2013). Plus généralement il semblerait qu'elle soit influencée par la certitude de production du mouvement (Kurz et al., 2016). A part cela, elle ne semble pas modulée par quelconque autre paramètre cinétique ou cinématique du mouvement à venir, tel que la force isométrique, la direction du mouvement, la vitesse et le temps de mouvement (Stančák and Pfurtscheller, 1996; Mima et al., 1999; Waldert et al., 2008; Tombini et al., 2009; Kilavik et al., 2013; Zaepffel et al., 2013).

Toutes ces évidences suggèrent que la diminution de puissance en bêta précédant un mouvement détermine l'ampleur de la préparation au mouvement, et non ses caractéristiques. Engel et Fries (2010) suggèrent qu'une synchronisation en bêta représente un maintien du statut quo, et qu'une désynchronisation représente un changement d'état. En d'autres termes, une synchronisation en bêta agirait comme inhibiteur au changement. En ce sens, la désynchronisation en bêta précédant le mouvement refléterait la préparation au mouvement quel qu'il soit, par un relâchement de l'inhibition.

Une désynchronisation en bêta reflète une augmentation de l'activité corticale (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Shibasaki and Hallett, 2006; Adhikari et al., 2018). La désynchronisation en bêta sensorimoteur précédant le mouvement peut donc

être considérée comme une activation préparatoire générale des aires sensorimotrices (Stancák and Pfurtscheller, 1996; Tzagarakis et al., 2010).

2.2.2 Thêta

Le rythme thêta correspond au rythme cérébral lors d'un sommeil léger, lors de l'endormissement, et reflète l'activité du subconscient (Vibert et al., 2011). Cette bande de fréquence peut s'observer dans la majorité des régions du cortex (Womelsdorf et al., 2010), mais plus particulièrement dans l'hippocampe et dans l'interaction entre l'hippocampe et le cortex préfrontal en lien avec des fonctions de mémoires. Elle est également associée à de nombreuses autres fonctions, notamment attentionnelles, cognitives, émotionnelles et de représentations spatiales (Klimesch, 1999; Bland and Oddie, 2001; Jensen and Lisman, 2005; Knyazev, 2007; Sauseng et al., 2008, 2010; Düzel et al., 2010; Rawle et al., 2012; Clayton et al., 2015). Appuyant son implication dans des fonctions de mémoire, elle est recrutée pour encoder de nouvelles informations. Elle est impliquée dans l'apprentissage en jouant sur la plasticité synaptique par la potentialisation à long terme⁵ (Klimesch et al., 1996; Klimesch, 1999; Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999), et notamment dans l'apprentissage spatial (Caplan et al., 2003). A l'inverse de la bande de fréquence bêta, une synchronisation en thêta refléterait une augmentation de l'activité corticale (Schacter, 1977; Gevins et al., 1997; Klimesch, 1997, 1999).

La communication entre deux régions du cerveau étant facilitée lorsque celles-ci oscillent de manières synchronisées dans les basses fréquences, les oscillations en thêta joueraient un rôle dans la communication inter-régions du néocortex, et entre l'hippocampe et le néocortex (Jensen, 2001, 2005; Caplan et al., 2003; Sauseng et al., 2008; Clayton et al., 2015). De cette manière, les oscillations en thêta pourraient coordonner l'activité dans différentes régions du cortex, et jouer un rôle dans les mécanismes d'intégration en général (Sauseng et al., 2010; Womelsdorf et al., 2010; Cruikshank et al., 2012). Elles permettraient notamment de mettre à jour les plans moteurs sur la base des informations sensorielles (hypothèse de l'intégration

⁵ Renforcement d'une synapse par la répétition de stimulations excitatrices (Maren et al., 1994)

sensorimotrice; Bland and Oddie, 2001; Caplan et al., 2003; Bland et al., 2006; Tombini et al., 2009; Kober and Neuper, 2011; Cruikshank et al., 2012).

L'hypothèse de l'implication de la bande de fréquence thêta dans l'intégration sensorimotrice a été développée à partir de l'observation, dans l'hippocampe de mammifères (rats, lapins), d'une forme d'activité en thêta (type 1⁶) présente lors de mouvements volontaires, et d'une autre forme d'activité en thêta (type 2⁷) répondant à des stimulus sensoriels et également présente lors des mouvements volontaires avec le type 1. L'activité en thêta est donc présente pour le domaine moteur lors de mouvements, et pour le domaine perceptif autant lors de positions statiques que lors de mouvements. Cela permettrait de coordonner la perception et l'action avec des retours sensoriels constants sur la performance du mouvement et sur les changements de l'environnement (Bland and Oddie, 2001).

Cette implication de la bande de fréquence thêta dans l'intégration sensorimotrice a été confirmée chez les humains (Caplan et al., 2003), particulièrement avec une activité EEG fronto-médiale (Tombini et al., 2009; Kober and Neuper, 2011; Cruikshank et al., 2012). En outre, plusieurs études ressortent une activité de cette bande de fréquence associée à des mouvements de pointage, avec pour la plupart une synchronisation dans les aires sensorimotrices, pendant le mouvement, et/ou pendant la planification du mouvement (Bastiaansen et al., 2002; Waldert et al., 2008; Praamstra et al., 2009; Tombini et al., 2009; Gentili et al., 2011; Perfetti et al., 2011a, 2011b; Cruikshank et al., 2012; Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014). L'activité en thêta reflète en particulier l'aspect spatial de la planification d'un mouvement, et participe au processus de sélection d'une action (Womelsdorf et al., 2010; Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014). Womelsdorf et al. (2010) suggèrent que par une communication inter-régions du cortex, l'activité de cette bande de fréquence permet de récupérer et coordonner les informations pertinentes pour choisir l'action. En contrôlant l'excitabilité neuronale, elle serait aussi un élément central dans la prédiction d'événements sensoriels (Arnal et al., 2011; Arnal and Giraud, 2012), dans la prédiction temporelle de l'arrivée d'un stimulus pour une tâche go/no go (Cravo et al., 2011) ainsi que dans la prédiction de la performance de détection sensorielle pendant un

⁶ Résistant à l'atropine (substance médicinale présente naturellement dans certaines plantes et favorisant le système sympathique).

⁷ Sensible à l'atropine

mouvement (Tomassini et al., 2017). Ainsi, concernant l'aspect sensorimoteur, la bande de fréquence thêta participerait à la récupération, et à l'intégration des informations sensorielles, à la prédiction d'autres arrivées sensorielles, à l'intégration sensorimotrice, ainsi qu'à la sélection, la planification et l'exécution du mouvement.

Deux articles ressortent un patron d'activité de la puissance thêta, dans les aires fronto-pariétales (Rawle et al., 2012) et dans les aires sensorimotrices (Grent-'t-Jong et al., 2014), pour la réalisation de mouvements de pointage pré-signalés. Lorsque plusieurs cibles sont présentées au pré-signal, ce dernier est suivi d'un pic de synchronisation, et un deuxième pic accompagne le départ du mouvement. Entre les deux pics s'installe un plateau de désynchronisation jusqu'au signal de départ du mouvement (période de délai). Lorsqu'une seule cible est présentée au pré-signal, le deuxième pic de synchronisation est absent (Rawle et al., 2012). La désynchronisation pendant la période de délai, largement répartie au niveau des aires sensorimotrices, est plus importante lorsque le sujet doit mémoriser la localisation de la cible (Bastiaansen et al., 2002), en particulier lorsqu'il y a plusieurs cibles à mémoriser (Rawle et al., 2012), mais n'est pas modulée par le nombre de cible (si elles n'ont pas besoin d'être mémorisées) ni leur éloignement (Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014). Cette période de délai, qui semble avoir été peu étudiée, sera la période d'intérêt dans l'article qui va suivre.

2.2.3 Alpha

Le rythme alpha est présent lorsque l'individu est dans une veille diffuse, par exemple au repos les yeux fermés. Comme pour la bande de fréquence bêta, une désynchronisation en alpha reflète une augmentation de l'activité corticale (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Shibasaki and Hallett, 2006; Van Der Werf et al., 2009; Jensen and Mazaheri, 2010; Adhikari et al., 2018), par exemple lorsque l'individu ouvre les yeux ou fait un effort d'attention (Vibert et al., 2011). Une telle désynchronisation serait impliquée dans le traitement de l'information, l'attention sélective et la préparation motrice (Fumuro et al., 2015). La bande de fréquence alpha est notamment présente dans le cortex pariétal pour des tâches visuomotrices, avec une

désynchronisation en alpha contralatérale à un mouvement de pointage (Van Der Werf et al., 2010; Fumuro et al., 2015).

L'anticipation d'un stimulus tactile ou visuel engendre une diminution de puissance en alpha dans l'aire sensorielle associée. Inversement, l'activité en alpha se synchronise dans les aires cérébrales non pertinentes afin de les inhiber (Van Der Werf et al., 2009; Jensen and Mazaheri, 2010; Buchholz et al., 2014). Dans le domaine de la vision, cela se traduit par une désynchronisation en alpha pariéto-occipitale contralatérale à l'hémichamp visuel dans lequel un stimulus apparaît. Ce même mécanisme de désynchronisation est engendré par l'attention visuo-spatiale (Rihs et al., 2009; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Marshall et al., 2015) ainsi que l'anticipation d'un stimulus visuel (Thut et al., 2006; Romei et al., 2010; Buchholz et al., 2014). Ce phénomène nous permettra d'étudier la latéralisation de l'attention portée par les sujets de notre expérience, en fonction de la direction du retour visuel.

TROISIÈME PARTIE :

PROBLÉMATIQUE DE RECHERCHE

Nous avons référencé précédemment plusieurs études qui suggèrent une implication du cortex moteur primaire dans la prédiction des conséquences sensorielles des actions (Voss et al., 2007; Hughes and Waszak, 2011; Gandolla et al., 2014), et particulièrement deux qui associent une activité de cette région corticale à la conséquence visuelle d'un mouvement (Eisenberg et al., 2011; Hughes and Waszak, 2011). Considérant cela, notre objectif était d'étudier l'implication de l'activité fréquentielle des aires sensorimotrices dans l'anticipation de la conséquence visuelle d'un mouvement. Une différence avait été trouvée dans les LRPs en fonction de l'apparition ou non d'un retour visuel déclenché par un mouvement (Hughes and Waszak, 2011). En terme fréquentiel, les LRPs seraient visibles dans les basses fréquences (~3Hz; Waldert et al., 2008). En lien avec l'implication de la bande de fréquence thêta dans la prédiction d'événements sensoriels (Arnal et al., 2011; Arnal and Giraud, 2012; Tomassini et al., 2017) et au niveau des aires sensorimotrices pendant la planification du mouvement (Bastiaansen et al., 2002; Tombini et al., 2009; Perfetti et al., 2011b; Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014), il serait légitime de se demander si la puissance de ces oscillations cérébrales serait influencée par l'anticipation de présence ou d'absence d'un retour visuel associé à un mouvement de pointage. Cette bande de fréquence reflétant l'aspect spatial de la planification d'un tel mouvement (Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014), il serait intéressant de décorréler le retour visuel du mouvement, par une rotation visuomotrice, afin de contrôler l'activité en thêta pour un mouvement unique mais un retour visuel ayant plusieurs directions spatiales possibles. De plus cela nous permettrait d'étudier un potentiel corrélat EEG de l'activité de M1 qu'Eisenberg et al. (2011) ont associée à la direction du retour visuel. Outre la bande de fréquence thêta, nous portons un intérêt particulier à la bande de fréquence bêta de par sa grande implication dans la planification des mouvements au niveau des aires sensorimotrices (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Kilavik et al., 2013; Kurz et al., 2016). Nous avons ainsi formulé

une question de recherche : l'activité fréquentielle des aires sensorimotrices en préparation à un mouvement de pointage est-elle modulée par l'anticipation du retour visuel ? Pour y répondre nous avons développé un protocole nous permettant d'étudier la puissance des différentes bandes de fréquences dans les aires sensorimotrices, lors de la planification de mouvements de pointage vers une cible unique, mais pouvant engendrer différentes conséquences visuelles. Nos hypothèses se résumaient en une modulation de la puissance des bandes de fréquence thêta et/ou bêta, sans toutefois avoir d'à priori quant aux contextes qui engendreraient une plus ou moins grande puissance.

Notre protocole consistait en une tâche de pointage où les sujets devaient pointer toujours vers la cible centrale devant eux (quelle que soit la condition, la cible du mouvement était la même), alors que nous contrôlions un retour visuel en temps réel sous forme de curseur. Les sujets étaient prévenus de ce curseur, qui pouvait être congruent avec la position instantanée de la main, décalé à gauche ou à droite (se dirigeant vers des cibles sur les côtés par une rotation visuomotrice), ou absent. Ce protocole engendrant une variation de l'attention visuo-spatial pour l'attente d'un stimulus visuel, nous avons également étudié l'activité de la bande de fréquence alpha dans les aires pariéto-occipitales. A la lumière des études précédentes (Thut et al., 2006; Rihs et al., 2009; Romei et al., 2010; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Buchholz et al., 2014; Marshall et al., 2015), durant la planification du mouvement nous nous attendions à une plus grande désynchronisation contralatérale à la direction attendue du retour visuel.

QUATRIÈME PARTIE :

ARTICLE

L'article ci-joint, nommé « Theta-band EEG activity over sensorimotor regions is modulated by expected visual reafferent feedback during reach planning » a été publié dans la revue *Neuroscience*. La référence est indiquée ci-après, accompagnée de l'autorisation des auteurs d'intégrer l'article dans ce mémoire. L'intégralité de la méthodologie utilisée pour répondre à la question de recherche est détaillée dans l'article.

Dufour, B., Thénault, F., & Bernier, P. M. (2018). Theta-band EEG activity over sensorimotor regions is modulated by expected visual reafferent feedback during reach planning. *Neuroscience*. doi: 10.1016/j.neuroscience.2018.06.005. PMID: 29906549.



Faculté des sciences de l'activité physique
Département de kinanthropologie
Programme de maîtrise en sciences de l'activité physique

ANNEXE 2.5

Autorisation d'intégrer un article dans un mémoire

Par la présente, chacune et chacun des coauteurs de l'article intitulé et dont le nom et les signatures sont apposés ci-contre :

Titre de l'article : Theta-band EEG activity over sensorimotor regions is modulated by expected visual reafferent feedback during reach planning

Acceptent que celui-ci soit intégré au mémoire de maîtrise de Nom de l'étudiante ou de l'étudiant du programme de maîtrise en sciences de l'activité physique de la Faculté des sciences de l'activité physique de l'Université de Sherbrooke.

Nom :	Benjamin Dufour	Date :	19/06/2018
Signature :			

Nom :	François Thénault	Date :	19/06/2018
Signature :			

Nom :	Pierre-Michel Bernier	Date :	19/06/2018
Signature :			

Theta-band EEG activity over sensorimotor regions is modulated by expected visual reafferent feedback during reach planning

Benjamin Dufour¹, François Thénault¹ & Pierre-Michel Bernier^{1*}

¹Département de kinanthropologie, Faculté des sciences de l'activité physique, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada.

*To whom correspondence should be addressed:

Faculté des sciences de l'activité physique

Université de Sherbrooke

2500 Boulevard de l'Université

Sherbrooke (Québec) J1K 2R1

Tel: (819) 821-8000 ext. 62731

Email: pierre-michel.bernier@usherbrooke.ca

ABBREVIATIONS

BOLD = blood-oxygen level dependent

CSD = current source density

EEG = electroencephalography

ERSPs = event-related spectral perturbations

FDR = false discovery rate

ICs = independent components

LRP = lateralized readiness potential

M1 = primary motor cortex

MT = movement time

ROIs = regions of interest

RT = reaction time

ABSTRACT

Activity in the primary motor cortex (M1) during reach planning is known to be correlated with the upcoming kinetics and kinematics of the hand. Yet recent work using visual-motor dissociation tasks suggests that M1 activity is also correlated with the visual consequences of an action, independent of the actual hand displacement. The goal of the present work was to investigate whether oscillatory activity over sensorimotor regions is modulated by the expectancy of visual reafferent feedback during reach planning. While recording electroencephalography (EEG), participants executed hand reaching movements in a single direction (i.e. straight-ahead of midline) throughout the entire experiment. Visual feedback of the hand was provided with a cursor and was manipulated. Specifically, before each trial, participants were precued as to the nature of the upcoming visual feedback, which could be spatially congruent with the hand, rotated leftward or rightward by 20° or not provided at all. Results revealed that planning-related EEG activity at contralateral central electrodes was strongly modulated in the theta-band (3-7 Hz) depending on whether visual feedback would be available or not. In contrast, contralateral beta-band (15-30 Hz) activity did not differ across conditions. These results demonstrate that low-frequency oscillatory dynamics during reach planning depend upon the upcoming availability of visual feedback. This may relate to predicting the visual consequences of the movement or to setting different feedback gains necessary for visually-guided vs. non-visually-guided movements.

Keywords: EEG oscillations, visuospatial attention, sensory predictions

INTRODUCTION

An important issue in motor control relates to the processes at play during the planning of goal-directed reaching movements. It has long been known that activity within the primary motor cortex (M1) is tightly coupled to the physical displacement of the hand. Indeed, considerable electrophysiological studies in monkeys (Evarts, 1968; Georgopoulos et al., 1982; Scott and Kalaska, 1997; Sergio and Kalaska, 1997, 2002; Kakei et al., 1999; Moran and Schwartz, 1999; Mehring et al., 2003; Kilavik et al., 2012) and neuroimaging studies in humans (Eisenberg et al., 2010; Barany et al., 2014; Fabbri et al., 2014) have provided evidence that activity in M1 correlates with the kinetics and kinematics of upcoming reaching movements.

Yet, movement planning not only requires the brain to specify the upcoming displacement of the hand, but also to predict its associated sensory consequences (Wolpert and Flanagan, 2001). Interestingly, there is increasing support for the notion that M1 also contributes to sensory predictions. In fact, a key postulate of predictive coding theory, which is based on the principle of active inference, is that the output of M1 is not motor commands per se, but rather predictions of the sensory consequences of action (Friston et al., 2009; Adams et al., 2013; Gandolla et al., 2014). In support, behavioral phenomena that depend upon accurate somatosensory predictions, such as tactile suppression and anticipatory grip force modulation, have been shown to be influenced by M1 stimulation, suggesting a role of M1 in these predictions (Chouinard et al., 2005; Nowak et al., 2005; Voss et al., 2007). Recently, Eisenberg et al. (2011) provided evidence that preparatory activity in M1 also encodes the visual consequences of the movement. They used visuomotor rotation to dissociate the direction of visual feedback from that of the hand while probing M1 activity with functional magnetic resonance imaging. Interestingly, they observed significant positive correlations between patterns of blood-oxygen level dependent (BOLD) responses for trials that were matched in terms of upcoming visual feedback direction, irrespective of hand direction. This demonstrates that reach planning activity in M1 is sensitive to visual aspects of the movement, reflecting either the expected visual feedback of the hand and/or the visual goal [see also Krasovskiy et al. (2014)].

The objective of the present study was to assess whether planning-related electroencephalographic (EEG) activity over sensorimotor regions is modulated by the

expectancy of visual reafferent feedback of the hand. It is well established that reach planning incurs modulations across a broad spectrum of oscillatory frequencies, including the theta- (3-7 Hz), alpha- (or mu) (8-14 Hz) and beta-bands (15-30 Hz) (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Pfurtscheller et al., 2003; Gilbertson et al., 2005; Pineda, 2005; Perfetti et al., 2011b; Kilavik et al., 2013). Yet it is still unclear whether these modulations depend mainly upon the kinetics and kinematics of an upcoming movement, or whether they also depend upon the visual consequences of the movement (see Kilavik et al. 2014). Recently, Hughes and Waszak (2011) investigated the lateralized readiness potential (LRP), which is thought to be generated within M1 (Coles, 1989; Leuthold and Jentzsch, 2002; Leuthold et al., 2004), in a task in which a keypress could either trigger the onset of a visual checkerboard or not. They found an increase in the LRP when a movement was associated with the appearance of the visual stimulus as compared to when it was not, and interpreted this as a cortical correlate of the predicted action effect. Given that LRPs are reflected mainly in low-frequency activity (~3 Hz; Waldert et al., 2008), this finding is consistent with recent evidence suggesting that low-frequency oscillations, notably in the theta-band, play a role in the predictive anticipation of sensory events by controlling neuronal excitability (Saleh et al., 2010; Schroeder et al., 2010; Arnal et al., 2011; Cravo et al., 2011; Arnal and Giraud, 2012; Tomassini et al., 2017). In this light, manipulating the nature of the visual feedback associated with an upcoming movement may influence low-frequency EEG activity over sensorimotor regions during reach planning.

To test this hypothesis, a reaching task was designed in which participants were instructed to move their hand toward a single target location throughout the entire experiment. At the beginning of each trial, they were precued as to the nature of the upcoming hand visual feedback, which could be either veridical, rotated leftward or rightward by 20°, or not provided at all. This allowed us to compare reach planning for movements with similar physical hand displacements (and thus similar motor commands), but for which only the expected visual reafferent feedback differed. While the main focus of the present work was on sensorimotor regions, alpha-band activity over parieto-occipital regions was also investigated. These regions are well known to be implicated in visuospatial attention, with alpha oscillations allowing to regulate their excitability and ensuing processing of task-relevant visual information (Rihs et al.,

2009; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Marshall et al., 2015). Hence a secondary objective of this work was to assess possible alpha-band modulations depending on the direction of expected visual feedback.

EXPERIMENTAL PROCEDURES

Participants

Fifteen healthy right-handed participants (5 women), between 17 and 38 years old (mean age 23.1 ± 4.8 years old) took part in the experiment. They had normal or corrected to normal vision, and reported no history of neurological or psychiatric illnesses. They provided an informed consent which was validated by the ethical committee of the Centre Hospitalier de l'Université de Sherbrooke. Given the absence of prior studies addressing the current issue (manipulation of expected feedback but similar kinematics), a proper power analysis could not be performed. Instead, sample size was based upon EEG studies investigating event-related potentials or oscillatory activity using reaching tasks most closely related to the present one (Naranjo et al., 2007; $n=9$; Praamstra et al., 2009; $n=14$ and $n=13$ in separate experiments; Perfetti et al., 2011; $n=13$; Rawle et al., 2012; $n=20$).

Apparatus

The experimental setup consisted of a table supporting a computer monitor which projected visual stimuli on a semi-reflective mirror, preventing participants from seeing their hand. The monitor (20-inch Dell P1130; resolution: 1024x768; refresh rate: 150 Hz) was mounted face down 29 cm above the horizontal mirror. The mirror itself was mounted 29 cm above the table. With this setup the target appeared to be projected directly onto the surface of the table on the same plane as the hand. The starting base consisted of an L-shaped piece of aluminum fixed to the table. It was located 15 cm in front of participants' chest along the midline, and was defined as coordinates (0, 0). A two-joint planar manipulandum was placed on the table and was held by participants via a stylus located at its mobile end. The manipulandum was custom-built with two lightweight metal rods (48 and 45 cm respectively), with the fixed end attached to the upper left of the table. A thin sheet of smooth plastic was put on the table surface and

foam pads were installed under the hinges, allowing the manipulandum to be moved everywhere on the table with minimal inertia and friction.

Two potentiometers (1000 Hz) positioned in the joints of the manipulandum allowed us to measure the angle of each segment, from which the X- and Y-kinematics of the stylus were estimated. This information was then used to project a cursor corresponding to participants' hand in real time (green circle of 1 cm diameter). The time necessary to collect the X- and Y-kinematics and present the corresponding visual cursor was estimated to be around 7-9 ms.

Three visual targets (full circles of 1 cm diameter) were presented at a distance of 20 cm from the starting base, along a semi-circular array. The central target was red and positioned straight ahead of participants' midline, aligned with the starting base. The left target was yellow, positioned 20° left of midline, and the right target was purple, positioned 20° right of midline. The targets were permanently shown throughout the experiment. To prevent eye movements, participants had to maintain their gaze on a fixation cross for the entire experiment. The fixation cross was located 2 cm above the central target.

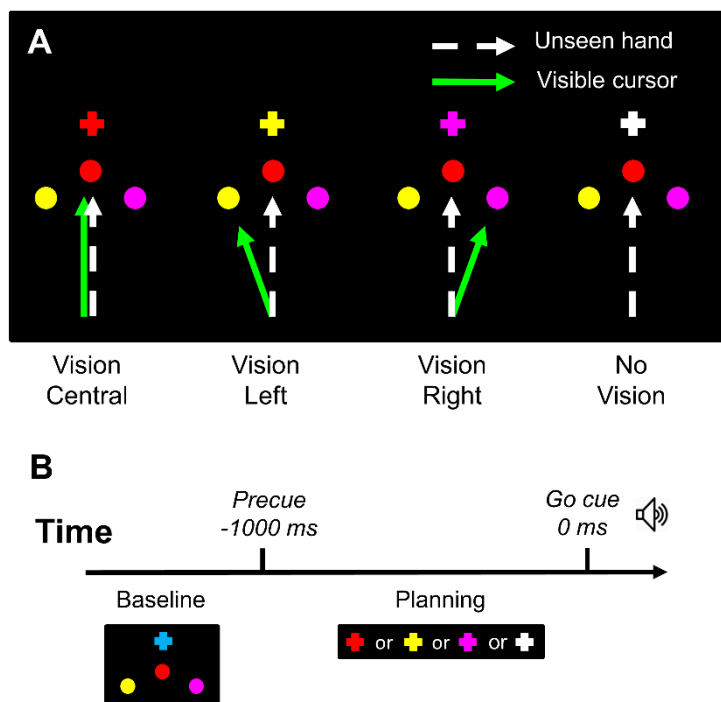
Procedures

The goal of the experiment was to examine the influence of expected visual feedback on EEG oscillatory activity during reach planning, while keeping hand kinematics constant. During the entire experiment, participants' task was to produce fast ballistic movements to the central target as accurately as possible, with minimal online corrections. On every trial the angular relationship between the hand and the cursor was manipulated such that the visual cursor could be directed toward one of the three targets. During the planning phase (see below), participants were precued as to the upcoming cursor manipulation through a color change of the fixation point to that of one of the three targets. There were four conditions (Fig. 1A). In the Vision Central (VC) condition, the fixation cross turned red, instructing participants that the cursor would be congruent with the hand, and therefore that it would be directed to the central (red) target. In the Vision Left (VL) condition, the fixation cross turned yellow, instructing participants that the cursor would be rotated counter-clockwise by 20° with respect to the hand, and therefore that it would be directed to the left (yellow) target. In

the Vision Right (VR) condition, the fixation cross turned purple, instructing participants that the cursor would be rotated clockwise by 20° with respect to the hand, and therefore that it would be directed to the right (purple) target. In the No Vision (NV) condition, the fixation cross turned white, instructing participants that the cursor would not be provided.

A trial started when the manipulandum held by participants made electrical contact with the starting base. During the ensuing 1 s baseline phase, the fixation point was blue and the visual cursor was not provided (Fig. 1B). Then, a precue was provided, which consisted in the fixation cross changing color depending on the condition. This planning phase lasted 1 s. Then, an auditory tone instructed participants to initiate the reaching movement (Go cue). At movement onset, the cursor appeared and remained visible for 1 s (except for the No Vision condition). Then, the cursor disappeared and the fixation cross became blue again, prompting participants to bring their hand back to the starting base for the next trial.

Given that the task required participants to bring their hand to the central target at all times despite being precued of upcoming cursor manipulations (which may incur attentional shifts), participants trained extensively before the experiment to ensure



consistent hand kinematics across conditions (~100 trials). The requirement to maintain gaze on the fixation cross was also emphasized during the training phase. All participants complied with this requirement.

As for the main experiment, EEG data were recorded while participants performed a total of 352 trials divided into 4 blocks

Figure 1. Task design A) Visual feedback conditions. B) Timeline of the task. During baseline, the fixation cross was blue. Then the fixation cross changed color, precuing participants of the nature of the upcoming visual feedback. After a 1 s planning phase, an auditory tone instructed participants to initiate their reach.

of 88 trials. Each block contained 22 trials of each condition, presented randomly. The entire experiment lasted about 2 hours, including training and installation of the EEG cap.

Data recording and processing

Kinematics data

Movement kinematics were sampled at 1000 Hz. Data were then linearly interpolated at 100 Hz. The onset of the movement corresponded to when the manipulandum left the starting base. The end of the movement corresponded to the time-point when the Y-velocity first crossed the X-axis on the velocity profile i.e. when the Y-velocity became equal to zero. Reaction time (RT) was calculated as the time between the auditory tone and movement onset. Movement time (MT) was calculated as the time between movement onset and movement end.

Endpoint position was defined as the X- and Y-coordinates of the hand at movement end. From these coordinates, X- and Y-accuracy was measured with respect to the central target as well as radial error. X-accuracy at movement endpoint corresponded to the X-coordinate at movement endpoint minus the target X-coordinate. Y-accuracy at movement endpoint corresponded to the Y-coordinate at movement endpoint minus the target Y-coordinate.

The peak value on the Y-velocity profile was also identified. Its time-point was used to extract X-position at peak velocity, Y-position at peak velocity and time to peak velocity (i.e. time between movement onset and peak velocity).

Data rejection

Trials were removed based on RT, MT and final accuracy. Trials with RT shorter than 100 ms or longer than 800 ms were removed. For MT, each participant's mean MT was calculated, and trials for which MT was outside of ± 3 standard deviations were removed. For final accuracy, trials with radial errors at movement endpoint greater than 5 cm were rejected. A second manual rejection was done by visual inspection of the position and velocity data. Trials with aberrant profiles were rejected. For each trial rejected, the corresponding EEG epoch was removed. The total number of trials rejected per participant on the basis of kinematics was 35 ± 3 (Mean \pm SEM).

EEG data

EEG data were recorded from a 64-channel Brain Amp system (Brainproducts, Munich, Germany) along with 64 Ag-AgCl electrodes embedded on an elastic BrainCap in accordance with the extended 10/20 system (Falk Minow Services, Herrsching-Breitbrunn, Germany). When placing the cap, it was ensured that the Cz electrode was at the participant's vertex. The reference electrode was located at FCz. The EEG signals were digitized online (sampling rate 500 Hz), and impedances were kept below 20 k Ω .

The EEG data were processed off-line using the Brain Vision Analyzer software (version 2.0; Brainproducts). They were down-sampled to 256 Hz, digitally bandpass-filtered (0.5–100 Hz, notch at 60 Hz, 12 dB/octave), and transformed to the average reference (Gwin et al., 2010; Gwin and Ferris, 2012a, 2012b). Eyeblink artifacts were subtracted from the EEG signal using the statistical method of Gratton et al. (1983). As this method reduces signal from electrode FP1 to zero, this electrode was excluded from further analyses. The data were then epoched within a window between -2000 ms and +1300 ms around the Go cue for all conditions. Visual inspection was done to reject epochs presenting large artifacts such as saccades or muscle activity. Overall, 20 ± 3 EEG epochs were rejected per participant on the basis of EEG. After all kinematics and EEG rejections, the number of remaining trials for analysis was 78 ± 1 for Vision Central (range 70 to 83), 77 ± 1 for Vision Left (range 68 to 83), 77 ± 1 for Vision Right (range 69 to 86) and 79 ± 1 for No Vision (range 67 to 86). There was no significant difference in the number of trials in each condition ($p = 0.53$).

The data were then exported into the EEGLAB toolbox (Delorme and Makeig, 2004) in MATLAB (MathWorks, Natick, MA) for further analyses. Since it was impossible to get good signal out of three electrodes (CPz and POz for all participants, and P5 for 7 participants), signal at these scalp sites was interpolated from adjacent electrodes. The data were then further inspected for artifacts with a procedure based on independent component analysis, a standard method for removal of artifacts from EEG (Makeig et al., 2002; Delorme and Makeig, 2004; Hammon et al., 2008; Gwin et al., 2010; Gwin and Ferris, 2012a, 2012b). This procedure allows the removal of artifacts from the EEG without having to reject the entire trial during which an artifact occurred (Jung et al., 2000; Whittingstall et al., 2010). The 'runica' procedure in EEGLAB was

applied to decompose EEG signals into statistically maximally independent components (ICs). ICs were considered as artifactual on the basis of the combination of the following features: (a) scalp maps localizing signal sources outside of the scalp surface (suggestive of non-cortical activity), (b) abnormal Fourier transforms that did not respect the 1/frequency relationship and (c) source activation time-courses showing spurious and transient bursts of activity. On average, 39 ± 1 ICs were removed per participant. Cleaned EEG data were generated by back projecting the time course of activity of the remaining ICs to electrode space.

Monopolar EEG recordings were transformed to current source density (CSD) estimates using Laplacian transformation as implemented in the CSD toolbox (Kayser and Tenke, 2006). The signal was interpolated with a spherical spline interpolation procedure (Perrin et al., 1989) to compute second-order derivatives in two dimensions of space (order of splines: 3; maximal degree of Legendre polynomials: 10; approximation parameter λ : $1.0e-005$). CSD data are much less affected by far-field generators than monopolar recordings (Manahilov et al., 1992), thus enhancing the spatial and temporal resolution of the recordings (Burle et al., 2015; Vidal et al., 2015).

To assess changes in spectral power during the planning phase, time varying event-related spectral perturbations (ERSPs) were estimated using EEGLAB (Delorme and Makeig, 2004). This was done by convolving the time domain signal with a complex sinusoidal wavelet. The number of cycles for the lowest frequency (i.e. 3 Hz) was set to 3 and increased linearly with frequency (factor 0.8). The resulting complex signal was then used to provide an estimate of instantaneous power for each time point and frequency ranging from 3 to 40 Hz. Power at each time point was thus computed using at least 3 cycles. This procedure was repeated on every trial of every condition and power values were then averaged across conditions.

ERSPs were investigated in the theta-band (3-7 Hz), alpha-band (8-14 Hz) and beta-band (15-30 Hz). Power in each frequency band was averaged between -500 ms and 0 ms. This time-window was selected because it captured late preparatory activity just prior to the presentation of the Go cue (at 0 ms). Hence none of the reported EEG modulations can be accounted for by the auditory Go cue. Furthermore, as can be seen in Figure 2D, CSD activity during this time-window revealed to be relatively stable, being exempt of phasic event-related activity related either to the processing of the

precue or the Go cue (and ensuing movement execution). The baseline consisted of the mean power between -2000 and -1000 ms. This baseline period was chosen because participants were motionless and because the precue had not been presented yet. Cortical activity was thus considered neutral at that moment since no planning could be going on.

Since the main interest of the present work was to investigate oscillatory activity over sensorimotor regions, regions of interest (ROIs) were defined using the left central electrodes (contralateral; electrodes C1 and C3) and right central electrodes (ipsilateral; electrodes C2 and C4). These electrodes have been shown to capture activity arising mainly from the precentral gyrus (Homan et al., 1987). In addition, based on prior work showing modulations in oscillatory activity over parieto-occipital regions during visuospatial attention (Rihs et al., 2009; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Marshall et al., 2015), ROIs were defined using the left (electrodes P1, P3 and PO3) and right parieto-occipital electrodes (electrodes P2, P4 and PO4; Homan et al., 1987). Finally, in light of the known role of mid-frontal regions in action selection (Naranjo et al., 2007), which may be modulated during a visual-motor dissociation task, a fifth ROI was defined using fronto-central scalp sites (F1, Fz, F2).

Statistical analyses

Kinematics data

To compare movement kinematics across the four conditions, repeated-measures ANOVAs were conducted for each of the following variables: RT, MT, X- and Y-accuracy at movement endpoint, X- and Y-position at peak velocity, magnitude of peak velocity and time to peak velocity.

EEG data

CSD activity in the left central ROI as well as ERSPs in each frequency band and each ROI were averaged during reach planning (-500 to 0 ms) and compared across conditions using repeated-measures ANOVAs.

Post-hoc comparisons were conducted with false discovery rate (FDR) corrected paired t-tests. This type of correction is used to protect against type I errors by adjusting the alpha value according to the number of remaining paired comparisons to be conducted in a given analysis. Accordingly, it is more powerful than the Bonferroni method (Benjamini and Hochberg, 1995). For convenience, all p values reported have been corrected to allow comparison with a fixed alpha value of 0.05. Prior to all analyses, the Shapiro-Wilk test was used to assess data normality and Mauchly's test was used to assess sphericity. This was confirmed to be the case throughout, apart from one comparison for which a Wilcoxon test was used. All statistical analyses were done using MATLAB.

RESULTS

Kinematics results

Participants' task was to produce stereotyped hand movements towards the central target on every trial. While they generally complied with this requirement by producing very consistent movement kinematics across conditions, there were nonetheless small but significant behavioural differences across conditions.

Specifically, the ANOVA conducted on the RT data revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 4.9$, $p = 0.005$; $\eta_p^2 = 0.26$; Fig. 2A). FDR-corrected paired t-tests revealed that RT in the No Vision condition (289 ± 15 ms) was significantly longer than in the Vision Central (278 ± 13 ms; $p = 0.04$) and Vision Left (278 ± 13 ms; $p = 0.04$) conditions.

The ANOVA conducted on the MT data revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 3.3$, $p = 0.03$; $\eta_p^2 = 0.19$; Fig. 2B). MT tended to be longer in the No Vision condition (610 ± 32 ms) than in the Vision Central condition (588 ± 28 ms), although the FDR-corrected paired t-test did not reach significant level ($p = 0.07$). No other comparison was significant when FDR-corrected.

As for movement trajectories (Fig. 2C), the ANOVA conducted on the X-accuracy at movement endpoint revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 7.2$, $p < 0.001$; $\eta_p^2 = 0.34$). Specifically, reach endpoints were significantly more leftward in the No Vision condition (-0.53 ± 0.18 cm) as compared to the other

conditions (-0.02 ± 0.05 cm; $p = 0.01$, -0.08 ± 0.08 cm; $p = 0.02$ and -0.03 ± 0.11 cm; $p = 0.02$ for Vision Central, Vision Left and Vision Right, respectively). X-position at peak velocity also differed across conditions ($F_{(3, 42)} = 12.1$, $p < 0.001$; $\eta_p^2 = 0.46$) with X-position being more leftward in Vision Left (-0.78 ± 0.11 cm) and No Vision (-0.71 ± 0.11 cm) as compared to Vision Central (-0.58 ± 0.1 cm; $p < 0.001$ and $p = 0.001$, respectively) and Vision Right (-0.47 ± 0.11 cm; $p = 0.003$ and $p = 0.005$, respectively).

In spite of the small differences in movement direction, there was no significant difference in the amplitude of the reaches. Indeed, the ANOVA revealed no significant difference in both the Y-accuracy at movement endpoint ($M = 0.25 \pm 0.14$ cm; $F_{(3, 42)} = 1.17$; $p = 0.33$; $\eta_p^2 = 0.08$) and the Y-position at peak velocity ($M = 9.51 \pm 0.21$ cm; $F_{(3, 42)} = 1.07$, $p = 0.37$; $\eta_p^2 = 0.07$).

The ANOVA conducted on the time to peak velocity revealed no significant difference across conditions, although there was a trend (256 ± 15 ms, 263 ± 16 ms, 259 ± 15 ms and 256 ± 15 ms for Vision Central, Vision Left, Vision Right and No Vision, respectively; $F_{(3, 42)} = 2.7$, $p = 0.06$; $\eta_p^2 = 0.16$). Similarly, the magnitude of peak

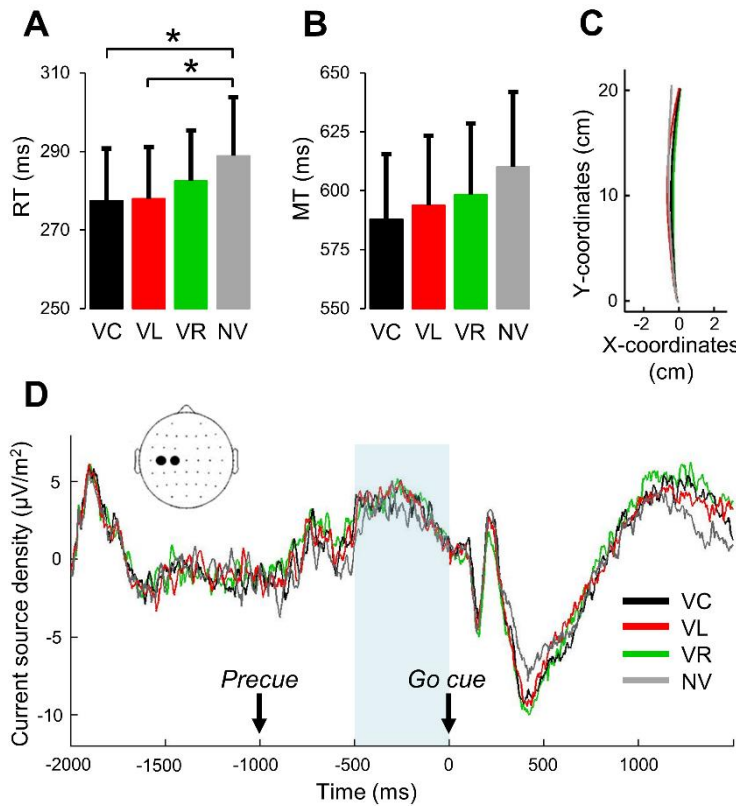


Figure 2. Kinematics and CSD activity results. A) Mean reaction time in each condition. B) Mean movement time in each condition. C) Mean reach trajectories in each condition (not to scale). D) Mean CSD activity over the left central ROI in each condition. The shaded area corresponds to the late planning phase (-500 to 0 ms), where EEG activity was investigated. VC = Vision Central, VL = Vision Left, VR = Vision Right, NV = No Vision. Error bars indicate SEM. Asterisks indicate $p < 0.05$.

velocity did not differ across conditions ($M = 70.0 \pm 4.0$ cm/s; $F_{(3, 42)} = 0.4$, $p = 0.79$; $\eta_p^2 = 0.03$). In sum, the absence of a significant difference in early kinematic markers (Y-position at peak velocity, time to peak velocity, magnitude of peak velocity) suggests that the initial movement impulse was consistent across conditions (also see correlation analysis below for further confirmation

that kinematics did not account for EEG modulations).

EEG results

The CSD activity over the left central ROI is presented in Figure 2D. As can be seen, there were negligible differences across conditions during the planning phase (-500 to 0 ms). This was confirmed by an ANOVA which revealed no significant difference in mean CSD activity during that time window across conditions ($F_{(3, 42)} = 1.9$; $p = 0.14$; $\eta_p^2 = 0.12$).

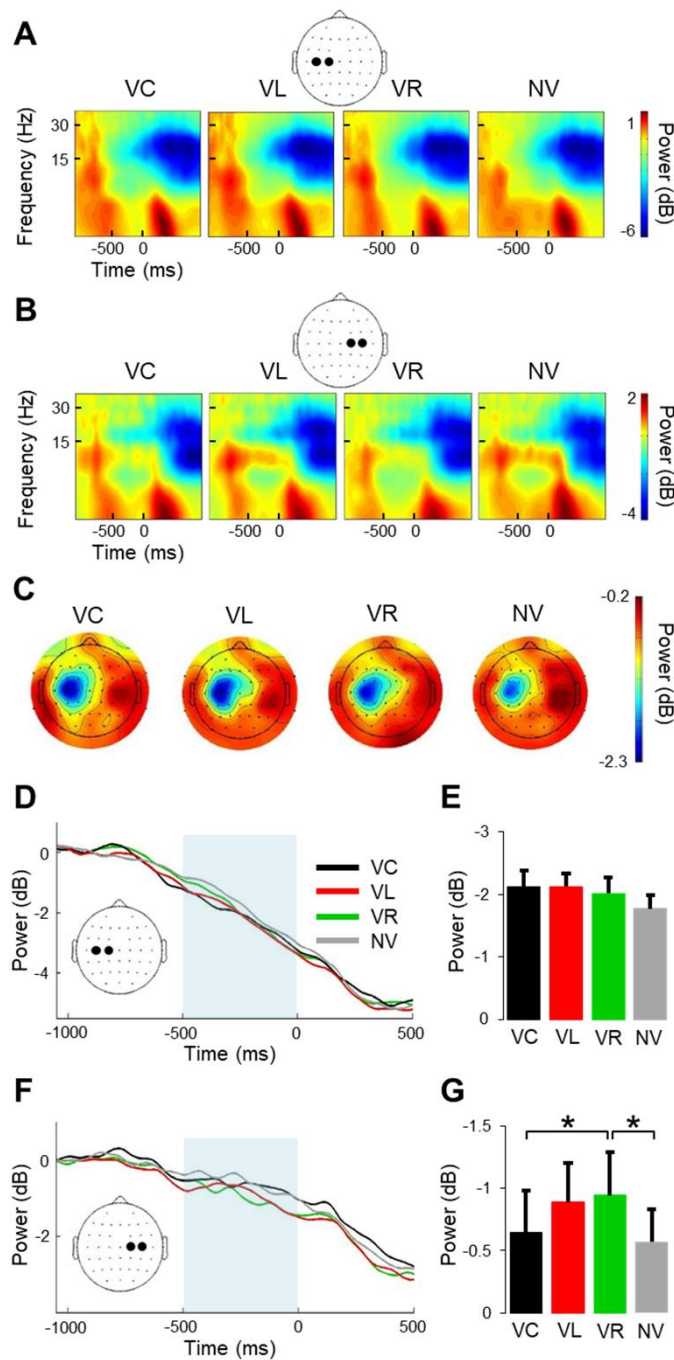


Figure 4. Beta-band (15-30 Hz) power during reach planning. A) Time-frequency plots for the left central ROI in each condition. B) Time-frequency plots for the right central ROI in each condition. C) Scalp maps of mean beta-band power between -500 and 0 ms in each condition. D) Time-course of beta-band power in left central ROI for each condition. E) Mean beta-band power in left central ROI between -500 and 0 ms for each condition. F) Time-course of beta-band power in right central ROI for each condition. G) Mean beta-band power in right central ROI between -500 and 0 ms for each condition. VC = Vision Central, VL = Vision Left, VR = Vision Right, NV = No Vision. Error bars indicate SEM. Asterisk indicates $p < 0.05$

Theta-band power during planning was then assessed. As can be seen on the time-frequency plots of Figure 3A, theta-band activity in the left central ROI was dominated by strong synchronization after the Go cue. Yet, there was a tendency for synchronization to be transiently greater late during planning in the No Vision condition as compared to the other ones. This fact can also be appreciated from the scalp maps of Figure 3B. Interestingly, the ANOVA conducted on the left central ROI revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 5$; $p = 0.005$; $\eta_p^2 = 0.26$; Fig. 3C and 3D). FDR-corrected paired t-tests revealed that power in the No Vision condition (0.25 ± 0.18 dB) was significantly greater than in the three other conditions (-0.21 ± 0.2 dB; $p = 0.004$, -0.25 ± 0.19 dB; $p = 0.002$ and -0.27 ± 0.24 dB; $p = 0.03$ for Vision Central,

Vision Left and Vision Right, respectively).

Theta-band power did not differ across conditions in either of the other four ROIs ($p = 0.73$; $\eta_p^2 = 0.03$, $p = 0.16$; $\eta_p^2 = 0.11$; $p = 0.53$; $\eta_p^2 = 0.05$ and $p = 0.99$; $\eta_p^2 = 0.01$ for the fronto-central, right central, left parieto-occipital and right parieto-occipital ROIs, respectively).

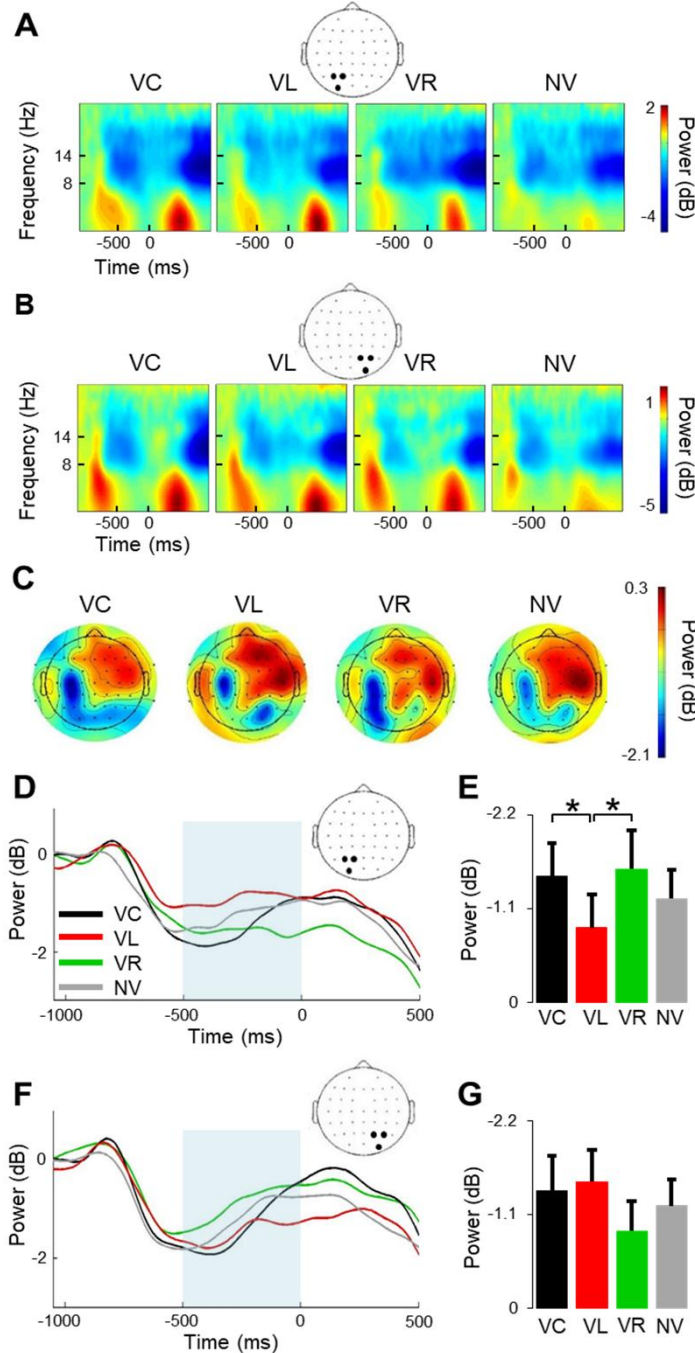


Figure 5. Alpha-band (8-14 Hz) power during reach planning. A) Time-frequency plots for the left parieto-occipital ROI in each condition. B) Time-frequency plots for the right parieto-occipital ROI in each condition. C) Scalp maps of mean alpha-band power between -500 and 0 ms in each condition. D) Time-course of alpha-band power in left parieto-occipital ROI for each condition. E) Mean alpha-band power in left parieto-occipital ROI between -500 and 0 ms for each condition. F) Time-course of alpha-band power in right parieto-occipital ROI for each condition. G) Mean alpha-band power in right parieto-occipital ROI between -500 and 0 ms for each condition. VC = Vision Central, VL = Vision Left, VR = Vision Right, NV = No Vision. Error bars indicate SEM.

Beta-band power during planning was then assessed. Desynchronization was observed in this band over left and right central ROIs beginning before the Go cue (Fig. 4A and 4B). As can be seen on the scalp maps of Figure 4C, beta-band desynchronization was strongest over the left (contralateral) sensorimotor regions, peaking at electrode C3. Yet, the magnitude of this desynchronization was similar across conditions. Indeed, the ANOVA conducted on the left central ROI revealed no significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 2.0$; $p = 0.12$; $\eta_p^2 = 0.13$; Fig. 4D and 4E). In contrast, even though beta-band desynchronization was lesser over the right (ipsilateral) sensorimotor

regions, the ANOVA conducted on the right central ROI revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 4.2$; $p = 0.01$; $\eta_p^2 = 0.23$ Fig. 4F and 4G). Specifically, FDR-corrected paired t-tests revealed that desynchronization in Vision Right (-0.94 ± 0.34 dB) was greater than in Vision Central (-0.64 ± 0.34 dB; $p = 0.04$) and No Vision (-0.57 ± 0.26 dB; $p = 0.03$). As for the three other ROIs, the ANOVAs revealed no significant difference in beta-band power across conditions ($p = 0.61$; $\eta_p^2 = 0.04$, $p = 0.11$; $\eta_p^2 = 0.13$ and $p = 0.33$; $\eta_p^2 = 0.08$ for the fronto-central, left parieto-occipital and right parieto-occipital ROIs, respectively).

Finally, power in the alpha-band was compared across conditions. As can be seen in the time-frequency plots of Figure 5A and 5B as well as on the scalp maps of Figure 5C, there was alpha-band desynchronization over bilateral parietal electrodes during planning, the magnitude of which tended to be modulated as a function of upcoming visual feedback direction. Indeed, the ANOVA conducted on the left parieto-occipital ROI revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 4.3$; $p = 0.01$; $\eta_p^2 = 0.23$), with greater desynchronization in Vision Central (-1.48 ± 0.40 dB) and Vision Right (-1.59 ± 0.47 dB) as compared to Vision Left (-0.86 ± 0.41 dB; $p = 0.01$ and $p = 0.04$, respectively; Fig. 5D and 5E). The ANOVA conducted on the right parieto-occipital ROI also revealed a significant difference across conditions ($F_{(3, 42)} = 3.05$; $p = 0.04$; $\eta_p^2 = 0.18$), but the pattern was reversed. Desynchronization tended to be greater in Vision Central (-1.39 ± 0.42) and Vision Left (-1.50 ± 0.39 dB) as compared to Vision Right (-0.91 ± 0.36 dB), although FDR-corrected paired t-tests did not reach significant levels ($p = 0.07$ and $p = 0.08$, respectively; Fig. 5F and 5G). The ANOVAs revealed no significant alpha-band modulations across conditions in the fronto-central, left central or right central ROIs ($p = 0.62$; $\eta_p^2 = 0.04$, $p = 0.46$; $\eta_p^2 = 0.06$ and $p = 0.24$; $\eta_p^2 = 0.09$, respectively).

Given the small but significant differences in kinematics across conditions (RT, MT, X-accuracy at movement endpoint and X-position at peak velocity), an additional correlation analysis was conducted to rule out that they accounted for differences in planning-related EEG activity. Time to peak velocity was included in this analysis since

the ANOVA was very close from significance ($p = 0.06$). Specifically, whenever significant theta- or beta-band power differences were found between conditions, Pearson's correlations were conducted between these differences and their corresponding differences in RT, MT, X-accuracy at movement endpoint, X-position at peak velocity and time to peak velocity (see Bernier et al., 2012 for similar analysis). Results revealed that none of the theta- and beta-band modulations were significantly related to any of the kinematic variables (all $r_{(13)} > -0.31$ and < 0.4 ; all $p > 0.14$ uncorrected).

DISCUSSION

The goal of the present study was to assess whether EEG oscillatory activity is modulated during the planning of reaching movements with similar hand kinematics, but different expected visual reafferent feedback. The main finding is that theta-band power at contralateral central electrodes markedly differed as a function of the expected presence or absence of visual feedback. The fact that this difference was also present between the Vision Central and No Vision conditions, for which the locus of visuospatial attention was equated given the absence of a visuomotor rotation (i.e. both straight-ahead), suggests that this effect was specifically related to the availability of vision on an upcoming movement.

A first possibility is that the modulation in theta-band activity was associated with predicting the visual consequences of the movement. This interpretation is consistent with data from Hughes and Waszak (2011), who observed increased LRPs for button presses that led to a visual consequence as compared to the same button presses that did not incur a visual consequence. Interestingly, there is accumulating evidence that the motor system plays a direct role in the predictive modulation of sensory excitability, especially through low-frequency oscillations (Saleh et al., 2010; Schroeder et al., 2010; Cravo et al., 2011; Tomassini et al., 2017). For instance, when a movement must be planned based on a rhythmic stream of visual stimuli, the phase of low-frequency oscillations in M1 synchronizes to the rhythmic stream and becomes coupled with beta-band power (Saleh et al., 2010; Cravo et al., 2011), suggesting that

low-frequency activity in M1 serves to enhance sensitivity to predictable and task-relevant visual cues. Similarly, recent work demonstrates that movement planning acts to endogenously reset the phase of theta-band oscillations, such that theta phase predicts trial-by-trial modulations in visual sensitivity up to one second before movement onset (Tomassini et al., 2017). In this light, it is possible that in the present context, whenever a movement was being planned with visual feedback, the dynamics of movement preparation within M1 reflected the added computation of anticipating the visual consequences of the movement, which was reflected in the theta channel.

It is unclear the extent to which the present findings map onto those of Eisenberg et al. (2011), who were able to decode the direction of upcoming visual feedback within the pattern of M1 BOLD activity. Here, theta-band activity only differed as a function of the presence or absence of vision, but was not sensitive to the laterality of visual feedback. This may be attributable to the lower signal-to-noise ratio of non-invasive EEG recordings. Indeed, if the directional tuning of M1 neurons changes spatially on a small scale, it may be averaged out when measured non-invasively. More work is needed to uncover the relationship between the modulations in low-frequency activity observed here and the reported changes in directionally-tuned neuronal activity within M1.

An alternative possibility, borrowing from optimal feedback control theory (Scott, 2012), is that theta-band modulations were associated with the setting of different control policies (i.e. feedback gains) needed to plan and control visually-guided vs non-visually-guided reaches. Indeed, it is well documented that different modes of feedback control are engaged depending on the available sources of sensory input (Sober and Sabes, 2003; Hansen et al., 2006; Sarlegna and Sainburg, 2009; Reichenbach et al., 2013). Although the specific neural mechanisms by which sensory feedback gains are set remain to be elucidated, sensorimotor cortical regions are thought to play a key role in this process (Pruszynski et al., 2011; Scott, 2012). Furthermore, there is growing evidence that theta oscillations mediate sensorimotor integration (Bland et al., 2006; Tombini et al., 2009; Kober and Neuper, 2011; Cruikshank et al., 2012), allowing to coordinate sensory and motor activities (Caplan et al., 2003). For instance, Perfetti et al. (2011) reported increased theta-band synchronization in sensorimotor regions during the planning of movements, with theta-band power being

correlated with the extent of online control during movement. They argued that theta-band activity may be involved in attentional mechanisms required for the planning and online adjustments of movements. Similarly, recent work has shown that theta-band activity is related to action selection (Womelsdorf et al., 2010; Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014). In this light, it may be that planning a movement exploiting visual or proprioceptive feedback loops involves selecting between different control policies. As such, the greater theta-band synchronization during No Vision may have been linked to switching from a visual to a proprioceptive mode of control and to the ensuing up-regulation of proprioceptive information.

As expected, a strong reduction in contralateral beta-band power (i.e. desynchronization) was observed before movement (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999). However, the magnitude of this desynchronization did not differ across the different visual feedback conditions. This finding is consistent with the fact that in humans, sensorimotor beta oscillations measured non-invasively are thought to be largely insensitive to the actual kinetics and kinematics of an upcoming movement (Stancák and Pfurtscheller, 1996; Mima et al., 1999; Waldert et al., 2008; Tombini et al., 2009; Zaepffel et al., 2013). The present work thus further supports the notion that beta-band desynchronization is an undifferentiated marker of motor planning (Stancák and Pfurtscheller, 1996; Tzagarakis et al., 2010). Rather, it may reflect processes inherent to the transition from planning to execution, such as the release from the current motor set (i.e. *status-quo* hypothesis; Engel and Fries, 2010; see also Kilavik et al., 2013), without necessarily encoding the actual movement parameters per se. This would be supported by evidence that pre-movement beta-band desynchronization is modulated by the temporal predictability of an imperative stimulus to move (Alegre et al., 2003).

An unexpected finding is that beta-band activity over ipsilateral central electrodes was modulated by expected visual feedback. Specifically, desynchronization tended to be greater in the two conditions in which the direction of the hand and that of the cursor were dissociated (i.e. Vision Left and Vision Right) as compared to those that were not (i.e. Vision Central and No Vision). This may reflect increased processing necessary to deal with the dissociation of attentional resources incurred by visuomotor rotation. Interestingly, similar to Eisenberg et al. (2011), Krasovsky et al. (2014) also

used multivoxel pattern analysis in a visual-motor dissociation task to examine the neural networks that encode the predicted sensory consequences of action. They found that only activity in ipsilateral regions, including M1, significantly discriminated the direction of visual feedback independently of hand direction. In this light, the present hemispheric difference in sensitivity of beta-band oscillations to upcoming visual feedback may speak to a division of labor across the two hemispheres, with the contralateral beta-band activity being more involved in the low-level processes associated with movement initiation, and ipsilateral beta-band activity supporting higher-order visual/cognitive aspects of the movement [see also Zaepffel et al. (2013) for similar argument].

There were strong alpha-band power modulations over parieto-occipital regions depending on the direction of expected visual feedback. Indeed, in Vision Left and Vision Right conditions, alpha-band desynchronization tended to be greater contralateral to the direction of vision than ipsilateral to it. This is consistent with the known involvement of parieto-occipital regions in visual anticipation (Thut et al., 2006; Romei et al., 2010; Buchholz et al., 2014), and likely reflected allocation of visuospatial attention for the efficient processing of expected visual feedback (Rihs et al., 2009; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Marshall et al., 2015). Although the present study did not focus on the interactions in oscillatory activity between the different ROIs, an interesting contention is that the parieto-occipital power modulations were related to those observed over the sensorimotor regions. This would find echo in the causal role of frontal brain regions (i.e. frontal eye-fields) in the anticipatory top-down control of alpha-band power in the visual system for visuospatial attention (Capotosto et al., 2009; Sauseng et al., 2011; Marshall et al., 2015). This would also be in line with the physiology of eye movements, for which changes in excitability in the visual cortex after a saccade are thought to be orchestrated by an efference-copy mechanism acting to modulate the phase of ongoing neuronal oscillations (Rajkai et al., 2008). Hence, reach planning signals within sensorimotor regions may provide high-fidelity information as to the spatio-temporal features of the upcoming visual reafferent feedback, mediating the anticipatory modulations of excitability within parieto-occipital regions.

To validly compare planning-related EEG activities, it was important that early hand kinematics be similar across conditions. This was largely the case, as markers

reflecting the initial movement impulse did not differ significantly across conditions (i.e. time to peak velocity, magnitude of peak velocity, Y-position at peak velocity). Nonetheless, a limitation of the present work is that there remained some differences across conditions. For one, there was a slight difference in RT, with participants responding significantly slower in the No Vision condition as compared to the other conditions (i.e. ~ 10 ms). Yet, to our knowledge RT has only been linked to modulations in the beta-band during planning, with slower RTs (i.e. lesser preparation) being correlated with lesser beta-band desynchronization (Tzagarakis et al., 2010). Hence it is unlikely that this small RT difference accounted for the main findings with regards to the theta-band. Moreover, there were small differences in the early directional component of the movement, with reaches being initiated slightly more leftward in Vision Left than in Vision Right, and vice-versa (i.e. ~ 0.35 cm in X-position at peak velocity). However, this cannot account for the theta-band differences, for which only the No Vision condition differed from all other groups. Finally, a correlation analysis did not reveal any significant relationship between the reported differences in theta- and beta-band power across conditions and their associated differences in RT, MT, X-accuracy at movement endpoint, X-position at peak velocity and time to peak velocity. In sum, even though it cannot be completely ruled out that behavioral differences did not impact the EEG, it is very unlikely that movement kinematics singly accounted for the main EEG findings reported here.

In conclusion, it is now becoming clear that the motor system is tightly linked with sensory and perceptual processing. The present work demonstrates that during reach planning, theta-band power over contralateral central electrodes is modulated by the expectancy of visual feedback, in spite of nearly identical hand kinematics. These results may be helpful for the development of non-invasive EEG-based brain-machine interfaces, which have shown success in cursor control using slow cortical potentials (Kübler et al., 2001), especially when using signals before movement.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council (grant number 418589).

DECLARATIONS OF INTEREST: NONE

REFERENCES

- Adams RA, Shipp S, Friston KJ (2013) Predictions not commands: Active inference in the motor system. *Brain Struct Funct* 218:611–643.
- Alegre M, Gurtubay IG, Labarga A, Iriarte J, Malanda A, Artieda J (2003) Alpha and beta oscillatory changes during stimulus-induced movement paradigms: effect of stimulus predictability. *Neuroreport* 14:381–385.
- Arnal LH, Giraud AL (2012) Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends Cogn Sci* 16:390–398.
- Arnal LH, Wyart V, Giraud AL (2011) Transitions in neural oscillations reflect prediction errors generated in audiovisual speech. *Nat Neurosci* 14:797–801.
- Barany DA, Della-Maggiore V, Viswanathan S, Cieslak M, Grafton ST (2014) Feature interactions enable decoding of sensorimotor transformations for goal-directed movement. *J Neurosci* 34:6860–6873.
- Bauer M, Kennett S, Driver J (2012) Attentional selection of location and modality in vision and touch modulates low-frequency activity in associated sensory cortices. *J Neurophysiol* 107:2342–2351.
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc* 57:289–300.
- Bernier P-M, Cieslak M, Grafton ST (2012) Effector selection precedes reach planning in the dorsal parietofrontal cortex. *J Neurophysiol* 108:57–68.
- Bland BH, Jackson J, Derrie-Gillespie D, Azad T, Rickhi A, Abriam J (2006) Amplitude, frequency, and phase analysis of hippocampal theta during sensorimotor processing in a jump avoidance task. *Hippocampus* 16:673–681.

- Buchholz VN, Jensen O, Medendorp WP (2014) Different roles of alpha and beta band oscillations in anticipatory sensorimotor gating. *Front Hum Neurosci* 8:1–9.
- Burle B, Spieser L, Roger C, Casini L, Hasbroucq T, Vidal F (2015) Spatial and temporal resolutions of EEG: is it really black and white? A scalp current density view. *Int J Psychophysiol* 97:210–220.
- Caplan JB, Madsen JR, Schulze-Bonhage A, Aschenbrenner-Scheibe R, Newman EL, Kahana MJ (2003) Human theta oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. *J Neurosci* 23:4726–4736.
- Capotosto P, Babiloni C, Romani GL, Corbetta M (2009) Fronto-parietal cortex controls spatial attention through modulation of anticipatory alpha rhythms Paolo. *J Neurosci* 29:5863–5872.
- Chouinard PA, Leonard G, Paus T (2005) Role of the primary motor and dorsal premotor cortices in the anticipation of forces during object lifting. *J Neurosci* 25:2277–2284.
- Coles MGH (1989) Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology* 26:251–269.
- Cravo AM, Rohenkohl G, Wyart V, Nobre AC (2011) Endogenous modulation of low frequency oscillations by temporal expectations. *J Neurophysiol* 106:2964–2972.
- Cruikshank LC, Singhal A, Hueppelsheuser M, Caplan JB (2012) Theta oscillations reflect a putative neural mechanism for human sensorimotor integration. *J Neurophysiol* 107:65–77.
- Delorme A, Makeig S (2004) EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods* 134:9–21.
- Eisenberg M, Shmuelof L, Vaadia E, Zohary E (2010) Functional organization of human motor cortex: directional selectivity for movement. *J Neurosci* 30:8897–8905.
- Eisenberg M, Shmuelof L, Vaadia E, Zohary E (2011) The representation of visual and motor aspects of reaching movements in the human motor cortex. *J Neurosci* 31:12377–12384.
- Engel AK, Fries P (2010) Beta-band oscillations-signalling the status quo? *Curr Opin Neurobiol* 20:156–165.
- Evarts E V (1968) Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J Neurophysiol* 31:14–27.
- Fabbri S, Strnad L, Caramazza A, Lingnau A (2014) Overlapping representations for grip type and reach direction. *NeuroImage* 94:138–146.
- Friston KJ, Daunizeau J, Kiebel SJ (2009) Reinforcement learning or active inference? *PLoS One* 4.
- Gandolla M, Ferrante S, Molteni F, Guanziroli E, Frattini T, Martegani A, Ferrigno G, Friston K, Pedrocchi A, Ward NS (2014) Re-thinking the role of motor cortex: context-sensitive motor outputs? *Neuroimage* 91:366–374.

- Georgopoulos a P, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT (1982) On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci* 2:1527–1537.
- Gilbertson T, Lalo E, Doyle L, Di Lazzaro V, Cioni B, Brown P (2005) Existing motor state is favored at the expense of new movement during 13-35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. *J Neurosci* 25:7771–7779.
- Gratton G, Coles MGH, Donchin E (1983) A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 55:468–484.
- Grent-'t-Jong T, Oostenveld R, Jensen O, Medendorp WP, Praamstra P (2014) Competitive interactions in sensorimotor cortex: oscillations express separation between alternative movement targets. *J Neurophysiol* 112:224–232.
- Gwin JT, Ferris DP (2012a) An EEG-based study of discrete isometric and isotonic human lower limb muscle contractions. *J Neuroeng Rehabil* 9:35.
- Gwin JT, Ferris DP (2012b) Beta- and gamma-range human lower limb corticomuscular coherence. *Front Hum Neurosci* 6:1–6.
- Gwin JT, Gramann K, Makeig S, Ferris DP (2010) Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. *J Neurophysiol* 103:3526–3534.
- Hammon PS, Makeig S, Poizner H, Todorov E, de Sa VR (2008) Predicting reaching targets from human EEG. *IEEE Signal Process Mag* 25:69–77.
- Hansen S, Glazebrook CM, Anson JG, Weeks DJ, Elliott D (2006) The influence of advance information about target location and visual feedback on movement planning and execution. *Can J Exp Psychol* 60:200–208.
- Homan RW, Herman J, Purdy P (1987) Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 66:376–382.
- Hughes G, Waszak F (2011) ERP correlates of action effect prediction and visual sensory attenuation in voluntary action. *Neuroimage* 56:1632–1640.
- Jung T-P, Makeig S, Humphries C, Lee T-W, McKeown MJ, Iragui V, Sejnowski TJ (2000) Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. *Psychophysiology* 37:163–178.
- Takei S, Hoffman DS, Strick PL (1999) Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science* (80-) 285:2136–2139.
- Kayser J, Tenke CE (2006) Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: II. Adequacy of low-density estimates. *Clin Neurophysiol* 117:369–380.
- Kilavik BE, Confais J, Riehle A, Kilavik B, Confais J, Riehle A, Cortex M, Movement D, Kilavik BE, Confais J, Riehle A (2014) Signs of timing in motor cortex during movement preparation and cue anticipation. *Adv Exp Med Biol* 829:121–142.
- Kilavik BE, Ponce-Alvarez A, Trachel R, Confais J, Takerkart S, Riehle A (2012) Context-related frequency modulations of macaque motor cortical LFP beta oscillations. *Cereb Cortex* 22:2148–2159.

- Kilavik BE, Zaepffel M, Brovelli A, MacKay WA, Riehle A (2013) The ups and downs of beta oscillations in sensorimotor cortex. *Exp Neurol* 245:15–26.
- Kober SE, Neuper C (2011) Sex differences in human EEG theta oscillations during spatial navigation in virtual reality. *Int J Psychophysiol* 79:347–355.
- Krasovsky A, Gilron R, Yeshurun Y, Mukamel R (2014) Differentiating intended sensory outcome from underlying motor actions in the human brain. *J Neurosci* 34:15446–15454.
- Kübler A, Kotchoubey B, Kaiser J, Wolpaw JR, Birbaumer N (2001) Brain–computer communication: unlocking the locked in. *Psychol Bull* 127:358–375.
- Leuthold H, Jentzsch I (2002) Distinguishing neural sources of movement preparation and execution: an electrophysiological analysis. *Biol Psychol* 60:173–198.
- Leuthold H, Sommer W, Rolf U (2004) Preparing for action: inferences from CNV and LRP. *J Psychophysiol* 18:77–88.
- Makeig S, Westerfield M, Jung T-P, Enghoff S, Townsend J, Courchesne E, J. ST (2002) Dynamic brain sources of visual evoked responses. *Science* (80-) 295:690–694.
- Manahilov V, Riemsdag FCC, Spekrijse H (1992) The laplacian analysis of the pattern onset response in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 82:220–224.
- Marshall TR, O’Shea J, Jensen O, Bergmann TO (2015) Frontal eye fields control attentional modulation of alpha and gamma oscillations in contralateral occipitoparietal cortex. *J Neurosci* 35:1638–1647.
- Mehring C, Rickert J, Vaadia E, De Oliveira SC, Aertsen A, Rotter S (2003) Inference of hand movements from local field potentials in monkey motor cortex. *Nat Neurosci* 6:1253–1254.
- Mima T, Simpkins N, Oluwatimilehin T, Hallett M (1999) Force level modulates human cortical oscillatory activities. *Neurosci Lett* 275:77–80.
- Moran DW, Schwartz AB (1999) Motor cortical representation of speed and direction during reaching motor cortical representation of speed and direction during reaching. *J Neurophysiol* 82:2676–2692.
- Naranjo JR, Brovelli A, Longo R, Budai R, Kristeva R, Battaglini PP (2007) EEG dynamics of the frontoparietal network during reaching preparation in humans. *Neuroimage* 34:1673–1682.
- Nowak DA, Voss M, Huang YZ, Wolpert DM, Rothwell JC (2005) High-frequency repetitive transcranial magnetic stimulation over the hand area of the primary motor cortex disturbs predictive grip force scaling. *Eur J Neurosci* 22:2392–2396.
- Perfetti B, Moissello C, Landsness EC, Kvint S, Pruski A, Onofri M, Tononi G, Ghilardi MF (2011) Temporal evolution of oscillatory activity predicts performance in a choice-reaction time reaching task. *J Neurophysiol* 105:18–27.
- Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF (1989) Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 72:184–187.
- Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH (1999) Event-related EEG / MEG synchronization

- and desynchronization : basic principles. *Clin Neurophysiol* 110:1842–1857.
- Pfurtscheller G, Woertz M, Supp G, Lopes da Silva FH (2003) Early onset of post-movement beta electroencephalogram synchronization in the supplementary motor area during self-paced finger movement in man. *Neurosci Lett* 339:111–114.
- Pineda JA (2005) The functional significance of mu rhythms: Translating “seeing” and “hearing” into “doing.” *Brain Res Rev* 50:57–68.
- Praamstra P, Kourtis D, Nazarpour K (2009) Simultaneous preparation of multiple potential movements: opposing effects of spatial proximity mediated by premotor and parietal cortex. *J Neurophysiol* 102:2084–2095.
- Pruszynski JA, Kurtzer I, Nashed JY, Omrani M, Brouwer B, Scott SH (2011) Primary motor cortex underlies multi-joint integration for fast feedback control. *Nature* 478:387–390.
- Rajkai C, Lakatos P, Chen CM, Pincze Z, Karmos G, Schroeder CE (2008) Transient cortical excitation at the onset of visual fixation. *Cereb Cortex* 18:200–209.
- Rawle CJ, Miall RC, Praamstra P (2012) Frontoparietal theta activity supports behavioral decisions in movement-target selection. *Front Hum Neurosci* 6:1–11.
- Reichenbach A, Costello A, Zatka-Haas P, Diedrichsen J (2013) Mechanisms of responsibility assignment during redundant reaching movements. *J Neurophysiol* 109:2021–2028.
- Rihs TA, Michel CM, Thut G (2009) A bias for posterior α -band power suppression versus enhancement during shifting versus maintenance of spatial attention. *Neuroimage* 44:190–199.
- Romei V, Gross J, Thut G (2010) On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: correlation or causation? *J Neurosci* 30:8692–8697.
- Saleh M, Reimer J, Penn R, Ojakangas CL, Hatsopoulos NG (2010) Fast and slow oscillations in human primary motor cortex predict oncoming behaviorally relevant cues. *Neuron* 65:461–471.
- Sarlegna FR, Sainburg RL (2009) The roles of vision and proprioception in the planning of reaching movements. *Adv Exp Med Biol* 629:317–335.
- Sauseng P, Feldheim JF, Freunberger R, Hummel FC (2011) Right prefrontal TMS disrupts interregional anticipatory EEG alpha activity during shifting of visuospatial attention. *Front Psychol* 2:1–9.
- Schroeder CE, Wilson DA, Radman T, Scharfman H, Lakatos P (2010) Dynamics of active sensing and perceptual selection. *Curr Opin Neurobiol* 20:172–176.
- Scott S, Kalaska J (1997) Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex. *J Neurophysiol* 77:826–852.
- Scott SH (2012) The computational and neural basis of voluntary motor control and planning. *Trends Cogn Sci* 16:541–549.
- Sergio LE, Kalaska JF (1997) Systematic changes in directional tuning of motor cortex

- cell activity with hand location in the workspace during generation of static isometric forces in constant spatial directions. *J Neurophysiol* 78:1170–1174.
- Sergio LE, Kalaska JF (2002) Systematic changes in motor cortex cell activity with arm posture during directional isometric force generation. *J Neurophysiol* 89:212–228.
- Sober SJ, Sabes PN (2003) Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 23:6982–6992.
- Stancák A, Pfurtscheller G (1996) Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and nondominant hand. *Cogn Brain Res* 4:171–183.
- Thut G (2006) α -Band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *J Neurosci* 26:9494–9502.
- Tomassini A, Ambrogioni L, Medendorp WP, Maris E (2017) Theta oscillations locked to intended actions rhythmically modulate perception. *Elife* 6:1–18.
- Tombini M, Zappasodi F, Zollo L, Pellegrino G, Cavallo G, Tecchio F, Guglielmelli E, Rossini PM (2009) Brain activity preceding a 2D manual catching task. *Neuroimage* 47:1735–1746.
- Tzagarakis C, Ince NF, Leuthold AC, Pellizzer G (2010) Beta-band activity during motor planning reflects response uncertainty. *J Neurosci* 30:11270–11277.
- Van Der Werf J, Jensen O, Fries P, Medendorp WP (2010) Neuronal synchronization in human posterior parietal cortex during reach planning. *J Neurosci* 30:1402–1412.
- Vidal F, Burle B, Spieser L, Carbonnell L, Meckler C, Casini L, Hasbroucq T (2015) Linking EEG signals, brain functions and mental operations: Advantages of the Laplacian transformation. *Int J Psychophysiol* 97:221–232.
- Voss M, Bays PM, Rothwell JC, Wolpert DM (2007) An improvement in perception of self-generated tactile stimuli following theta-burst stimulation of primary motor cortex. *Neuropsychologia* 45:2712–2717.
- Waldert S, Preissl H, Demandt E, Braun C, Birbaumer N, Aertsen A, Mehring C (2008) Hand movement direction decoded from MEG and EEG. *J Neurosci* 28:1000–1008.
- Whittingstall K, Bartels A, Singh V, Kwon S, Logothetis NK (2010) Integration of EEG source imaging and fMRI during continuous viewing of natural movies. *Magn Reson Imaging* 28:1135–1142.
- Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732.
- Womelsdorf T, Vinck M, Leung LS, Everling S (2010) Selective theta-synchronization of choice-relevant information subserves goal-directed behavior. *Front Hum Neurosci* 4:1–13.
- Zaepffel M, Trachel R, Kilavik BE, Brochier T (2013) Modulations of EEG beta power during planning and execution of grasping movements. *PLoS One* 8.

CINQUIÈME PARTIE :

DISCUSSION

Nous avons étudié l'activité fréquentielle au niveau des aires sensorimotrices en EEG (électrodes centrales), pendant la planification de mouvements de pointage vers une cible unique alors que les retours visuels attendus étaient différents. En accord avec notre hypothèse, nous avons observé une différence en θ entre la présence et l'absence de retour visuel, avec une plus grande synchronisation en absence de vision. La bande de fréquence β n'a pas montré de différence au niveau des aires sensorimotrices contralatérales, contrairement aux aires sensorimotrices ipsilatérales pour lesquelles la désynchronisation était plus grande dans les conditions de rotation visuomotrice.

3.1 Le domaine fréquentiel

Nous pouvons observer dans nos données la présence des deux pics de synchronisation en θ présentés en introduction (Rawle et al., 2012; Grent-'t-Jong et al., 2014; voir la figure 3C de l'article). Pour toutes les conditions où un retour visuel était présenté, la puissance en θ augmente après le pré-signal, diminue pour devenir négative durant la période de délai, puis augmente à nouveau après le signal de départ. Il n'y a pas de plateau car l'intervalle est relativement court et la puissance en θ n'a pas le temps de se stabiliser, mais le patron est présent. Bien que nous n'ayons qu'un seul mouvement possible, nous observons un deuxième pic de synchronisation après le signal de départ, contrairement à Rawle et al. (2012) qui ne l'ont pas observé dans leur condition où une seule cible était présentée, commandant un unique mouvement possible. A la lumière de leur résultat, ces auteurs ont attribué à ce deuxième pic de synchronisation en θ un rôle dans la sélection de l'action. Même si dans tous les cas dans notre étude nous n'avons pas de sélection de mouvement à faire et nous connaissons la direction du retour visuel à l'avance, cette incongruence de résultat peut être due à la présentation

constante de nos trois cibles. Il se pourrait qu'il reste une forme de sélection sensorimotrice au moment du départ du mouvement, correspondant à une sélection parmi les trois affordances que représentent les trois cibles (Grèzes et al., 2003; McDannald et al., 2018). Sans oublier la possibilité que cette différence avec l'étude de Rawle et al. soit due à la différence entre les électrodes étudiées (frontales et pariétales pour eux, centrales pour nous).

En ce qui concerne la condition Non Vision, la puissance en θ reste positive entre les deux pics de synchronisation. Ainsi nous avons une différence de puissance en θ entre la condition Non Vision et les trois conditions présentant un retour visuel, au niveau des aires sensorimotrices contralatérales durant la planification du mouvement. Étant donné que les cibles sont continuellement visibles, l'activité en θ durant cette période de délai ne peut pas être attribuée à la mémorisation de la cible comme dans les expériences de Bastiaansen et al. (2002) et de Rawle et al. (2012). Nous discuterons par la suite des interprétations mentionnées dans l'article concernant ce résultat.

Pour ce qui est de la direction du retour visuel, nous n'avons pas trouvé de modulation des aires sensorimotrices contralatérales engendrée par cette variable, contrairement à Eisenberg et al. (2011) qui, en IRMf, ont associé une activité de M1 à la direction du retour visuel. Utilisant ce même outil, Krasovsky et al. (2014) ont des résultats qui vont dans notre sens, n'ayant pas trouvé de modulation des aires motrices contralatérales associée à la direction de la conséquence visuelle du mouvement (direction d'une figure à l'écran). Ces derniers auteurs discutent de leurs différences avec Eisenberg et al. en terme de méthodologie, mais elles pourraient aussi refléter le fait que dans leur étude les déplacements de la figure se faisaient sur un axe à une dimension, ce qui reste une conséquence visuelle du mouvement mais pas un retour visuel précisément associé au mouvement comme un curseur lors d'une tâche de pointage (qui pourrait entraîner des corrections en ligne). Dans une condition contrôle où les sujets devaient juste observer le curseur sans réaliser de mouvement, Eisenberg et al. (2011) n'ont ressorti aucune activité de M1 liée à la direction du curseur, suggérant que M1 code l'aspect visuel du mouvement uniquement quand il est étroitement lié à la conséquence du mouvement. Cela dit, nous utilisons également un curseur précisément associé au mouvement, mais nous ne sommes pas parvenus à trouver de différences associées à la direction de ce curseur. Si nos différences avec Eisenberg et al. (2011)

pourraient être dues à bien des différences méthodologiques, il reste également très probable que les différences entre les études d'Eisenberg et al. (2011) et de Krasovsky et al. (2014) résultent des méthodologies utilisées, comme ces derniers en discutent dans leur article. En outre, dans l'expérience de Hughes et Waszak (2011), l'apparition d'un échiquier était une simple conséquence visuelle sans être un reflet de la qualité du mouvement, ce qui ne les ont pas empêché d'observer une différence dans les LRPs associée à la présence ou à l'absence d'une conséquence visuelle. Cela suggère que la simple présence ou absence d'une conséquence visuelle associée à un mouvement, sans être un reflet de la qualité du mouvement, pourrait engendrer des différences dans les aires motrices controlatérales. Notre étude serait en accord avec cette idée, étant donné que nous avons trouvé des différences entre la présence et l'absence d'un retour visuel, mais pas en fonction de la congruence entre la direction du curseur et la direction de la main.

Les différences que nous avons avec les résultats d'Eisenberg et al. (2011), sans oublier qu'ils puissent résulter des différences de protocole (différences entre l'utilisation d'un joystick contre l'utilisation d'un manipulandum, différence dans l'éloignement des cibles de 45° contre 20°), sont probablement dues aux différences de méthodologie entre l'IRMf et l'EEG. En effet l'IRMf est nettement plus précis spatialement, ce qui lui permet de trouver plus facilement des différences localisées dans une région précise. Il est également possible que les différences observées par Eisenberg et al. (2011) ne soient pas reflétées en EEG durant la dernière phase de planification du mouvement correspondant à l'étude des LRPs et à la période que nous avons étudiée. Appuyant cette idée, Waldert et al. (2008) sont parvenus à décoder la direction de mouvements de pointage à partir des oscillations de basse fréquence, mais uniquement à partir de 100 ms avant le début du mouvement, c'est-à-dire après la période que nous avons étudiée et celle des LRPs. N'oublions pas que la simple différence de signal entre l'EEG et l'IRMf (un signal électrique contre un afflux sanguin) peut être responsable des incongruences de résultats.

L'utilisation d'une adaptation à une rotation visuomotrice dans l'étude d'Eisenberg et al. (2011) est aussi une différence majeure avec notre protocole, dans lequel nous étudions la direction du retour visuel sans adaptation. Effectivement, outre la possibilité de recrutement de M1 associé à la vision du curseur, Eisenberg et al.

(2011) discutent du fait que la corrélation qu'ils observent dans M1 avec la direction du retour visuel pourrait être due à un effort de rétention de la rotation visuomotrice. En effet le cortex moteur primaire peut garder en mémoire des traces d'expériences récentes (Chouinard et al., 2005). Cela pourrait être une bonne piste pour l'engagement de la bande de fréquence thêta dans les aires sensorimotrices, étant donné sa grande implication dans des processus de mémoire, particulièrement dans la mémoire de travail (Sauseng et al., 2010) et dans l'apprentissage d'une rotation visuomotrice (Perfetti et al., 2011a). N'ayant pas d'adaptation sensorimotrice à la rotation visuomotrice dans notre étude, un potentiel engagement de processus mnésiques pourrait être une mémoire sensorimotrice du mouvement à effectuer, ou une mémoire plus cognitive de l'association de la couleur du pré-signal avec le retour visuel à venir. Cela dit, ces formes de mémorisations sont autant utiles pour les conditions de vision latérale que pour les conditions Vision centrale et Non Vision, et nous n'avons pas trouvé de différences en thêta correspondant à la direction du retour visuel, alors que la condition Non Vision diffère des trois autres. Il reste donc plus probable que la plus grande synchronisation en thêta en Non Vision reflète une prédiction des conséquences sensorielles, ou une orientation attentionnelle vers la modalité proprioceptive, comme discuté dans l'article.

Concernant l'hypothèse de la prédiction de l'arrivée sensorielle, dans l'article nous discutons du fait que les différences en thêta entre les conditions de vision et la condition Non Vision puissent refléter un traitement de l'anticipation visuelle. Nous appuyons cette hypothèse sur des articles mentionnant une augmentation de la sensibilité visuelle par l'activité phasique des basses fréquences, ainsi que le couplage de phase entre les basses fréquences et des fréquences plus élevées (Saleh et al., 2010; Cravo et al., 2011; Tomassini et al., 2017). D'un autre côté, si nous restons sur la puissance de la fréquence en thêta, celle-ci est plus grande dans la condition Non Vision que dans les conditions avec retour visuel. En lien avec une plus grande activité neuronale associée à une plus grande puissance en thêta (Schacter, 1977; Gevins et al., 1997; Klimesch, 1997, 1999), il est aussi possible que la plus grande synchronisation en thêta en Non Vision reflète une augmentation de l'activité cérébrale pour une anticipation des sensations proprioceptives, d'autant plus que cette modalité sensorielle devient la seule capable de donner un retour sur la qualité du mouvement dans cette

condition. Si dans les deux cas nous parlons de prédictions des conséquences sensorielles du mouvement de pointage, dans ce dernier cas nous considérons les prédictions proprioceptives. Même si les retours proprioceptifs du mouvement sont présents dans toutes les conditions (contrairement aux retours visuels), en absence de vision il se peut que le cerveau accorde plus d'importance à les prédire.

Concernant la deuxième hypothèse qui tient compte du processus de sélection de la modalité sensorielle d'intérêt (visuelle pour les conditions avec retour visuel, et proprioceptive pour la condition Non Vision), nous pouvons utiliser la même réflexion utilisant l'association entre la puissance en thêta et l'activité neuronale (Schacter, 1977; Gevins et al., 1997; Klimesch, 1997, 1999). De la même manière que discuté pour la prédiction des conséquences proprioceptives du mouvement, la plus grande puissance en thêta dans la condition Non Vision pourrait traduire une augmentation de l'activité cérébrale pour une orientation de l'attention (accompagné d'un maintien de l'attention) vers la modalité proprioceptive. En effet il semblerait que le rythme thêta soit impliqué dans des processus attentionnels (Tombini et al., 2009; Perfetti et al., 2011b; Clayton et al., 2015). De plus Rosenkranz and Rothwell (2012) ont montré que l'attention aux sensations proprioceptives pouvait influencer l'excitabilité de M1, or il semblerait que le rythme thêta ait un rôle à jouer dans l'excitabilité des différentes régions du cortex, notamment par son couplage avec des bandes de fréquences plus élevées comme bêta et gamma (Cravo et al., 2011; Clayton et al., 2015). Un cycle d'oscillation lente (notamment en thêta) comprend une phase excitatrice et une phase inhibitrice. Lorsqu'une décharge d'activité dans les hautes fréquences arrive pendant une phase excitatrice des basses fréquences, cette activité est facilitée, alors que si elle arrive pendant une phase inhibitrice des basses fréquences, elle est inhibée (Clayton et al., 2015). Ainsi le couplage de phase entre la synchronisation en thêta et celle de plus hautes fréquences peut augmenter ou réduire l'excitabilité corticale (Cravo et al., 2011). De cette manière, même si nous n'étudions pas les phases d'oscillation dans notre étude, il se pourrait que les oscillations en thêta modulent l'excitabilité des aires sensorimotrices selon l'attente ou non d'un retour visuel, et/ou selon le fait de porter attention aux afférences visuelles ou proprioceptives. Pour des études futures, une telle modulation de l'excitabilité des aires sensorimotrices pourrait être testée par TMS, notamment au niveau de M1 durant la planification du mouvement dans un protocole

reproduisant nos conditions Vision Centrale et Non Vision. Conjointement, une étude de la phase en θ couplée à la phase en β et/ou en γ permettrait de déterminer l'implication de ces mécanismes oscillatoires dans la modulation de l'excitabilité corticale lors d'un tel protocole. Une telle étude apporterait un éclaircissement à l'hypothèse d'Arnal (2012) qui mentionne un potentiel rôle des mécanismes oscillatoires dans le système moteur pour une modulation prédictive de l'excitabilité sensorielle.

Un point commun entre notre étude et celle de Krasovsky et al. (2014) est la différence observée dans les aires sensorimotrices ipsilatérales à la main effectrice, en fonction de la direction du retour visuel. Si nous observons une différence fréquentielle en β alors qu'ils observent une différence dans les données d'IRMf, dans les deux contextes les différences s'observent entre les conditions où la direction du retour visuel correspond à la direction du mouvement et les conditions où la direction du retour visuel ne correspond pas à la direction du mouvement. La congruence entre la direction du mouvement et la direction du retour visuel semble moduler l'activité des aires motrices ipsilatérales, ce qui peut renforcer des trouvailles antérieures attribuant un rôle du cortex moteur ipsilatéral dans l'encodage de la cinématique du mouvement d'un membre (Ganguly et al., 2009). Comme discuté dans l'article, en lien avec l'absence de différence en β controlatérale dans nos données, cette bande de fréquence semble diviser son travail entre les aires sensorimotrices controlatérale et ipsilatérale.

Concernant les aires sensorimotrices controlatérales, Tzagarakis et al. (2010) ont observé une différence dans l'amplitude de la désynchronisation en β pendant la planification du mouvement, en fonction du nombre de cibles potentielles indiquées au pré-signal. Après le signal de départ, cette désynchronisation se poursuivait pour atteindre la même valeur dans toutes les conditions à l'initiation du mouvement. Cela suppose que dans l'idée d'un relâchement de l'inhibition au mouvement par la désynchronisation en β (Engel and Fries, 2010), cette dernière serait régit par un seuil à atteindre afin de laisser partir le mouvement. Les résultats de Tzagarakis et al. suggèrent que plus le pré-signal donne des précisions sur le mouvement à réaliser, plus la désynchronisation en β avant le signal de départ sera proche de ce seuil. Une idée qui serait appuyée par une tendance à trouver des différences dans cette

désynchronisation associées à des facteurs influençant la certitude du mouvement à produire (Stančák et al., 1997; Zhang et al., 2008; Tzagarakis et al., 2010; Pastötter et al., 2012; Kilavik et al., 2013; Grent-'t-Jong et al., 2014; Meziane et al., 2015; Kurz et al., 2016), et une absence de différence associée à des détails cinétiques et cinématiques (Stančák and Pfurtscheller, 1995, 1996; Mima et al., 1999; Waldert et al., 2008; Tombini et al., 2009; Kilavik et al., 2013; Zaepffel et al., 2013). Dans nos données, durant la période de planification, la connaissance du mouvement à effectuer est la même dans toutes les conditions. A la lumière de ce dont nous venons de discuter, il paraît normal de ne pas trouver de différence dans la désynchronisation en bêta contralatéral pendant cette période. De plus elle n'est pas influencée par l'anticipation d'un retour visuel, renforçant l'idée de son rôle d'activation préparatoire générale des aires motrices pour le mouvement (Stančák and Pfurtscheller, 1996; Tzagarakis et al., 2010), et non pour les afférences sensorielles.

La latéralisation de la désynchronisation en alpha pariéto-occipitale lors de la planification dans les conditions de rotation visuomotrice confirme des trouvailles antérieures selon lesquelles la puissance en alpha diminue dans les aires pariéto-occipitales contralatérales à l'anticipation d'un stimulus visuel (Thut et al., 2006; Romei et al., 2010; Buchholz et al., 2014) ainsi qu'à l'attention visuo-spatiale (Rihs et al., 2009; Van Der Werf et al., 2010; Bauer et al., 2012; Marshall et al., 2015). La puissance de cette bande de fréquence dans cette région cérébrale diminue bilatéralement autant dans notre condition Non Vision que dans notre condition Vision Centrale. Cela suggère qu'elle reflète une attention visuo-spatiale plutôt qu'une attente de retour visuel, du moins dans la condition Non Vision pour laquelle les sujets n'attendent pas de retour visuel. Ainsi, de la même manière que les différences cinématiques prouvent que les sujets considéraient l'aspect visuel de la tâche, les différences en alpha pariéto-occipitale confirment de manière neurophysiologique qu'ils portaient bien attention à la condition visuelle proposée par le présignal.

3.2 Points forts, limites et perspectives

Notre étude comporte un certain nombre de limites. Si nous souhaitions étudier l'attente d'un retour visuel pour des mouvements identiques, nous avons observé des différences significatives dans les données cinématiques, ce qui peut influencer l'interprétation des résultats EEG.

3.2.1 Limites cinématiques

Les différences de précision finale et de position au pic de vitesse sont de l'ordre du millimètre. Parcourant une distance de 20 cm, à vue d'œil les mouvements paraissent identiques, ce pourquoi il semble peu probable que les différences observées en EEG reflètent une différence de planification de la direction du mouvement. Si les conditions qui diffèrent dans nos données de puissance en θ correspondent aux différences de précision finale, ce n'est pas le cas pour les différences de position au pic de vitesse qui sont le reflet de la planification (Glover, 2004; Khan et al., 2006). Cela suppose que les différences de précision finale résultent de corrections en ligne et non de la planification des mouvements. Waldert et al. (2008) ont trouvé un possible décodage de la direction de mouvements à partir des oscillations de basse fréquence, mais uniquement à partir de 100 ms avant le début du mouvement, c'est-à-dire après la phase de planification que nous avons étudié, renforçant l'idée que nos différences en θ ne soient pas associées à ces deux variables cinématiques. Les conditions qui diffèrent en β ipsilatéral ne correspondent à aucune de ces deux variables cinématiques, ce qui ne nous encourage pas à argumenter dans le sens d'un codage de la direction du mouvement par les aires motrices ipsilatérales, même s'il a déjà été suggéré qu'elles peuvent coder en partie la cinématique d'un membre (Ganguly et al., 2009). Il y a donc peu de chance que nos différences de puissance EEG soient reflétées par une de ces deux variables cinématiques. De plus, des analyses complémentaires de corrélations n'ont pas fait de lien entre ces variables cinématiques et les différences observées en EEG ($r \leq 0.4$, $p \geq 0.14$).

Si le temps de mouvement tend à être plus long en Non Vision ($p = 0.07$), ce n'est pas le cas pour le temps au pic de vitesse, ce qui suggère que dans cette condition les sujets auraient plus ralenti, mais cela ne change rien à l'impulsion initiale du mouvement qui est le reflet de la planification (Glover, 2004; Khan et al., 2006). Le

temps au pic de vélocité tend à être plus long dans les conditions de rotation visuomotrice ($p = 0.06$). Il ne serait donc pas engendré par les modulations observées en θ , mais pourrait être influencé par les modulations en β ipsilatéral, bien que nous n'ayons pas relevé d'article mentionnant une influence de ces oscillations sur le temps pour atteindre le pic de vélocité, et que des analyses complémentaires de corrélations n'aient pas ressorti de lien entre ces deux variables ($r \leq 0.29$, $p \geq 0.3$).

Le temps de réaction est la variable cinématique la plus apte à influencer nos résultats EEG au niveau des aires sensorimotrices controlatérales, étant donné que les différences s'observent entre les mêmes conditions que les différences observées en θ . Cela dit, d'après notre connaissance de la littérature, aucune lecture ne nous conduirait à supposer que les oscillations en θ influencent le temps de réaction. En lien avec leur implication dans l'intégration sensorimotrice (Bland and Oddie, 2001; Caplan et al., 2003; Bland et al., 2006; Tombini et al., 2009; Kober and Neuper, 2011; Cruikshank et al., 2012), il ferait plus de sens que ces oscillations reflètent les prédictions sensorielles du mouvement ou l'orientation de l'attention vers une modalité sensorielle comme discuté dans l'article, et qu'éventuellement cela influence le temps de réaction. De plus, les analyses complémentaires de corrélations ont échoué à lier le temps de réaction avec les différences observées en θ ($r \leq 0.31$, $p \geq 0.27$).

Par contre il y a plus de chance que le temps de réaction soit lié à la bande de fréquence β . Nous avons vu qu'il pouvait être associé à la désynchronisation en β controlatéral, étant plus court pour une plus grande désynchronisation (Zhang et al., 2008; Tzagarakis et al., 2010; Meziane et al., 2015). Si nous n'avons pas de différences significatives en β , il y a une tendance à ce que la désynchronisation soit plus petite en non vision ($p = 0.12$). Cette tendance pourrait être expliquée en partie par le plus grand temps de réaction dans cette condition, et ainsi renforcer l'idée qu'elle ne soit pas associée à l'attente d'absence de retour visuel. Pour appuyer cette idée, comparant les conditions Vision Centrale et Non Vision, une analyse complémentaire de corrélation entre les différences de temps de réaction et les différences de désynchronisation en β n'est pas loin d'être significative ($r = 0.47$, $p = 0.08$). Cela nous renvoie à une autre limite de l'étude concernant le faible nombre de sujet. Il se peut qu'avec un plus grand nombre de sujet, donc une plus grande puissance statistique, la puissance en β révèle une désynchronisation statistiquement moins prononcée en Non Vision, et que cette

désynchronisation soit corrélée avec l'augmentation du temps de réaction. Ainsi nous ne pouvons pas écarter la possibilité que la puissance en bêta soit modulée par l'anticipation de présence ou d'absence de retour visuel. Cela dit, il ne nous serait pas possible de déterminer si cette modulation en bêta serait due à l'absence de retour visuel ou à l'augmentation du temps de réaction, bien que la littérature suggérerait que la moindre désynchronisation en bêta soit due à une moindre préparation globale au mouvement, reflétée par un plus grand temps de réaction (Stancák and Pfurtscheller, 1996; Tzarakis et al., 2010). De même, l'augmentation du temps de réaction pourrait être due à l'absence de retour visuel ou à la plus faible désynchronisation en bêta durant la planification.

Ainsi, mis à part éventuellement le temps au pic de vélocité et les oscillations en bêta ipsilatéral, il semble peu probable que les différences cinématiques soient liées aux différences observées en EEG. Cela dit, une étude complémentaire parvenant à réaliser un protocole similaire sans obtenir de différences cinématiques serait nécessaire pour valider nos résultats dans le domaine fréquentiel. Par exemple, pour confirmer les résultats observés en θ en minimisant le risque de différences cinématiques, un protocole similaire utilisant uniquement nos deux conditions Vision Centrale et Non Vision pourrait être utilisé. Une analyse à postériori sur des essais ayant des temps de réaction identiques pourrait servir de contrôle pour cette variable.

En outre, nos résultats cinématiques montrent qu'il est très difficile pour notre cerveau de faire fi des arrivées sensorielles prédites, même si nous ne devons pas les utiliser pour la planification d'un mouvement. Si notre objectif initial était de ne pas avoir de différences cinématiques, le fait d'en avoir montre que les sujets considéraient l'aspect visuel de la tâche, contrecarrant une potentielle limite de l'étude sur le fait qu'ils pouvaient juste pointer droit devant sans tenir compte des différentes conditions.

3.2.2 Autres limites et perspectives

Le fait d'utiliser un retour visuel sur la qualité du mouvement en temps réel constitue un point fort de notre étude, car cela nous permet d'étudier l'attente d'une conséquence

visuelle directement liée à un mouvement unique, ce qui n'avait encore jamais été fait en EEG à notre connaissance. Cela nous emmène cependant à mentionner une autre limite de l'étude, considérant que nous ne pouvons pas déterminer si les prédictions des conséquences sensorielles dont nous discutons relèvent des prédictions sensorimotrices résultant du modèle prédictif des modèles internes (Wolpert and Flanagan, 2001), ou des prédictions plus cognitives résultant de l'association de la couleur du pré-signal à la condition visuelle (pour une revue sur le domaine des prédictions, voir Bubic et al., 2010). Cela dit, l'absence d'adaptation aux rotations visuomotrices (ce qu'utilisaient Eisenberg et al., 2011) nous conduirait à la supposition que l'aspect cognitif des prédictions est continuellement présent durant toute l'expérience. De même le principe d'attention visuospatiale pourrait se traduire par une attention sensorimotrice ou une attention plus cognitive. Lors d'un court interrogatoire à la fin de l'étude, les sujets mentionnaient porter attention à la direction du retour visuel à venir. Cela suppose que l'attention cognitive est également constamment présente. Notre étude ne nous permet donc pas de conclure sur le principe des modèles internes, qui représentent des principes de contrôle moteur bas niveau (c.à.d. sensorimoteur, sans contrôle cognitif ; Shadmehr and Krakauer, 2008), mais nous donne des indications sur des principes de prédiction ou d'attention plus généraux.

La faible résolution spatiale de l'EEG pourrait constituer une autre limite de notre étude. En effet, les régions motrices sont situées juste en avant de l'aire somatosensorielle primaire (Vibert et al., 2011). Les différences observées en EEG dans la condition Non Vision, et associées à l'attention ou à la prédiction proprioceptive, pourraient être dues à une modulation des aires somatosensorielles plutôt que des aires motrices. Cela dit, nos données d'oscillations en θ correspondent à celles de (Grent't-Jong et al., 2014), qui localisent l'activité en θ dans les aires sensorimotrices à l'aide de la magnétoencéphalographie, plus précise spatialement que l'EEG. De plus, dans les mêmes électrodes, nous observons une désynchronisation en β , bien connue au niveau des aires sensorimotrices (Pfurtscheller and Lopes da Silva, 1999; Engel and Fries, 2010; Kilavik et al., 2013), et même associée au cortex moteur primaire (Kuo et al., 2014).

Nos données nous permettent d'étudier l'attente d'un retour visuel, versus l'attente d'une absence de retour visuel. Par contre elles ne nous permettent pas d'étudier la présence ou l'absence du phénomène de prédiction. La prédictibilité du retour visuel pourrait être étudiée avec un protocole utilisant nos conditions Vision Centrale et Non Vision, en y ajoutant une condition dans laquelle le pré-signal ne donnerait pas d'indication sur la présence ou non d'un retour visuel. Étant donné que nous avons déjà observé des différences entre les conditions Vision et Non Vision, il devrait y avoir au moins une différence avec cette condition « Non Averties » selon la prédictibilité du retour visuel ou la prédictibilité de l'absence de retour visuel. Il pourrait ainsi être déterminé si la puissance en θ oriente l'attention vers (ou prédit) les sensations proprioceptives, les retours visuels, ou les deux.

Pour chercher un éventuel corrélat EEG des différences observées dans la direction du retour visuel par Eisenberg et al. (2011), une tâche d'adaptation visuomotrice pourrait être utilisée. Réalisant une expérience en bloc, une adaptation à une rotation visuomotrice à droite pourrait être utilisée, puis dans d'autres blocs une adaptation à une rotation visuomotrice à gauche. Dans les deux cas le mouvement se dirigerait au centre. Le fait de commencer par une adaptation à une rotation visuomotrice droite ou gauche devrait être randomisé à travers les participants, pour minimiser l'impact du format en bloc de l'expérience. La puissance en θ pourrait être étudiée durant plusieurs périodes, mais particulièrement à partir de 100 ms avant le début du mouvement pour correspondre à la période durant laquelle Waldert et al. (2008) sont parvenus à décoder la direction du mouvement à l'aide d'oscillations de basse fréquences. L'idéal serait d'avoir accès à un magnétoencéphalogramme comme Waldert et al., ce qui permettrait d'avoir une meilleure résolution spatiale qu'un EEG.

3.3 Conclusion

La modulation de l'activité en thêta que nous avons observée dans les aires sensorimotrices rejoint une idée de plus en plus répandue selon laquelle les aires cérébrales associées à la génération de mouvements sont influencées par le contexte sensoriel dans lequel le mouvement est réalisé (Eisenberg et al., 2011; Hughes and Waszak, 2011; Adams et al., 2013; Gandolla et al., 2014). Ainsi la question de la commande générée par les aires motrices reste ouverte, car elle pourrait correspondre à une « commande d'afférences sensorielles » plutôt qu'à une commande de mouvements (Adams et al., 2013). Nos résultats montrent que l'influence du contexte sensoriel sur les aires sensorimotrices est visible dans l'activité fréquentielle préparatoire au mouvement, ce qui nous permet de répondre positivement à notre question de recherche, et plus précisément de valider notre hypothèse concernant une modulation de la bande de fréquence thêta. Notre étude s'inscrit dans une littérature qui lie de plus en plus étroitement la perception et l'action. Elle appuie des théories comme celle du contrôle optimal pour laquelle les retours sensoriels d'un mouvement sont accessibles très rapidement par les aires motrices pour optimiser le contrôle du mouvement pendant son exécution (Scott, 2012). Ou encore la théorie « active sensing » selon laquelle les processus sensoriels sont des processus actifs, intimement liés aux mouvements (Schroeder et al., 2010). Ces théories vont dans le sens d'un fonctionnement global du cerveau (Duffau, 2018), suggérant que les aires motrices fonctionnent de concert avec les aires sensorielles. Cependant la nature de ce lien demeure un champ de recherche qui ne demande qu'à être exploré.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams RA, Shipp S, Friston KJ (2013) Predictions not commands: Active inference in the motor system. *Brain Struct Funct* 218:611–643.
- Adhikari BM, Epstein CM, Dhamala M (2018) Enhanced brain network activity in complex movement rhythms: a simultaneous fMRI-EEG study. *Brain Connect* 8:brain.2017.0547
- Alegre M, Gurtubay IG, Labarga A, Iriarte J, Malanda A, Artieda J (2003) Alpha and beta oscillatory changes during stimulus-induced movement paradigms: effect of stimulus predictability. *Neuroreport* 14:381–385.
- Alexander GE, Crutcher MD (1990) Neural representations of the target (goal) of visually guided arm movements in three motor areas of the monkey. *J Neurophysiol* 64:164–178.
- Andrew C, Pfurtscheller G (1996) Dependence of coherence measurements on EEG derivation type. *Med Biol Eng Comput* 34:232–238.
- Arnal LH (2012) Predicting “when” using the motor system’s beta-band oscillations. *Front Hum Neurosci* 6:1–3
- Arnal LH, Giraud AL (2012) Cortical oscillations and sensory predictions. *Trends Cogn Sci* 16:390–398.
- Arnal LH, Wyart V, Giraud AL (2011) Transitions in neural oscillations reflect prediction errors generated in audiovisual speech. *Nat Neurosci* 14:797–801.
- Athanasiou A, Klados MA, Styliadis C, Foroglou N, Polyzoidis K, Bamidis PD (2018) Investigating the role of alpha and beta rhythms in functional motor networks. *Neuroscience* 378:54–70
- Barany DA, Della-Maggiore V, Viswanathan S, Cieslak M, Grafton ST (2014) Feature interactions enable decoding of sensorimotor transformations for goal-directed movement. *J Neurosci* 34:6860–6873.
- Bastiaansen MCM, Posthuma D, Groot PFC, De Geus EJC (2002) Event-related alpha and theta responses in a visuo-spatial working memory task. *Clin Neurophysiol* 113:1882–1893.
- Bauer M, Kennett S, Driver J (2012) Attentional selection of location and modality in vision and touch modulates low-frequency activity in associated sensory cortices. *J Neurophysiol* 107:2342–2351.
- Bays PM, Flanagan JR, Wolpert DM (2006) Attenuation of self-generated tactile sensations is predictive, not postdictive. *PLoS Biol* 4:281–284.
- Bays PM, Wolpert DM, Flanagan JR (2005) Perception of the consequences of self-action is temporally tuned and event driven. *Curr Biol* 15:1125–1128.
- Benazet M, Thénault F, Whittingstall K, Bernier P-M (2016) Attenuation of visual reafferent signals in the parietal cortex during voluntary movement. *J Neurophysiol* 116:1831–1839
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and

- powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc* 57:289–300.
- Bernier P-M, Cieslak M, Grafton ST (2012) Effector selection precedes reach planning in the dorsal parietofrontal cortex. *J Neurophysiol* 108:57–68.
- Blakemore S, Wolpert DM, Frith CD (1998) Central cancellation of self produced tickle sensation. *Nat Neurosci* 1:635–640.
- Blakemore SJ, Sirigu A (2003) Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp Brain Res* 153:239–245.
- Bland BH, Jackson J, Derrie-Gillespie D, Azad T, Rickhi A, Abriam J (2006) Amplitude, frequency, and phase analysis of hippocampal theta during sensorimotor processing in a jump avoidance task. *Hippocampus* 16:673–681.
- Bland BH, Oddie SD (2001) Theta band oscillation and synchrony in the hippocampal formation and associated structures: The case for its role in sensorimotor integration. *Behav Brain Res* 127:119–136.
- Bubic A, Von Cramon DY, Schubotz RI (2010) Prediction, cognition and the brain.
- Buchholz VN, Jensen O, Medendorp WP (2014) Different roles of alpha and beta band oscillations in anticipatory sensorimotor gating. *Front Hum Neurosci* 8:1–9.
- Burle B, Spieser L, Roger C, Casini L, Hasbroucq T, Vidal F (2015) Spatial and temporal resolutions of EEG: is it really black and white? A scalp current density view. *Int J Psychophysiol* 97:210–220.
- Caplan JB, Madsen JR, Schulze-Bonhage A, Aschenbrenner-Scheibe R, Newman EL, Kahana MJ (2003) Human theta oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. *J Neurosci* 23:4726–4736.
- Capotosto P, Babiloni C, Romani GL, Corbetta M (2009) Fronto-parietal cortex controls spatial attention through modulation of anticipatory alpha rhythms Paolo. *J Neurosci* 29:5863–5872.
- Charlton CS, Ridding MC, Thompson PD, Miles TS (2003) Prolonged peripheral nerve stimulation induces persistent changes in excitability of human motor cortex. *J Neurol Sci* 208:79–85.
- Chipchase LS, Schabrun SM, Hodges PW (2011) Peripheral electrical stimulation to induce cortical plasticity: A systematic review of stimulus parameters. *Clin Neurophysiol* 122:456–463
- Chouinard PA, Leonard G, Paus T (2005) Role of the primary motor and dorsal premotor cortices in the anticipation of forces during object lifting. *J Neurosci* 25:2277–2284.
- Clayton MS, Yeung N, Cohen Kadosh R (2015) The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends Cogn Sci* 19:188–195
- Coles MGH (1989) Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology* 26:251–269.
- Cravo AM, Rohenkohl G, Wyart V, Nobre AC (2011) Endogenous modulation of low frequency oscillations by temporal expectations. *J Neurophysiol* 106:2964–2972.
- Cruikshank LC, Singhal A, Hueppelsheuser M, Caplan JB (2012) Theta oscillations

- reflect a putative neural mechanism for human sensorimotor integration. *J Neurophysiol* 107:65–77.
- Delorme A, Makeig S (2004) EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J Neurosci Methods* 134:9–21.
- Duffau H (2018) The error of Broca: From the traditional localizationist concept to a connectomal anatomy of human brain. *J Chem Neuroanat* 89:73–81.
- Düzel E, Penny WD, Burgess N (2010) Brain oscillations and memory. *Curr Opin Neurobiol* 20:245–257.
- Eisenberg M, Shmuelof L, Vaadia E, Zohary E (2010) Functional organization of human motor cortex: directional selectivity for movement. *J Neurosci* 30:8897–8905.
- Eisenberg M, Shmuelof L, Vaadia E, Zohary E (2011) The representation of visual and motor aspects of reaching movements in the human motor cortex. *J Neurosci* 31:12377–12384.
- Engel AK, Fries P (2010) Beta-band oscillations-signalling the status quo? *Curr Opin Neurobiol* 20:156–165.
- Evarts E V (1968) Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J Neurophysiol* 31:14–27.
- Fabbri S, Strnad L, Caramazza A, Lingnau A (2014) Overlapping representations for grip type and reach direction. *NeuroImage* 94:138–146.
- Friston KJ, Daunizeau J, Kiebel SJ (2009) Reinforcement learning or active inference? *PLoS One* 4.
- Friston KJ, Stephan KE (2007) Free-energy and the brain. *Synthese* 159:417–458.
- Fumuro T, Matsushashi M, Miyazaki T, Inouchi M, Hitomi T, Matsumoto R, Takahashi R, Fukuyama H, Ikeda A (2015) Alpha-band desynchronization in human parietal area during reach planning. *Clin Neurophysiol* 126:756–762.
- Gandevia SC, Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL (2006) Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol* 571:703–710.
- Gandolla M, Ferrante S, Molteni F, Guanzioli E, Frattini T, Martegani A, Ferrigno G, Friston K, Pedrocchi A, Ward NS (2014) Re-thinking the role of motor cortex: context-sensitive motor outputs? *Neuroimage* 91:366–374.
- Ganguly K, Secundo L, Ranade G, Orsborn A, Chang EF, Dimitrov DF, Wallis JD, Barbaro NM, Knight RT, Carmena JM (2009) Cortical representation of ipsilateral arm movements in monkey and man. *J Neurosci* 29:12948–12956.
- Gentili RJ, Bradberry TJ, Oh H, Hatfield BD, Contreras Vidal JL (2011) Cerebral cortical dynamics during visuomotor transformation: Adaptation to a cognitive-motor executive challenge. *Psychophysiology* 48:813–824.
- Georgopoulos a P, Kalaska JF, Caminiti R, Massey JT (1982) On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci* 2:1527–1537.

- Gevins A, Smith ME, McEvoy L, Yu D (1997) High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: Effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cereb Cortex* 7:374–385.
- Gilbertson T, Lalo E, Doyle L, Di Lazzaro V, Cioni B, Brown P (2005) Existing motor state is favored at the expense of new movement during 13-35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. *J Neurosci* 25:7771–7779.
- Glover S (2004) Separate visual representations in the planning and control of action. *Behav Brain Sci*:3–78.
- Gómez CM, Vaquero E, Vázquez-Marrufo M (2004) A neurocognitive model for short-term sensory and motor preparatory activity in humans. *Psicologica* 25:217–229.
- Goulet C, Arsenault AB, Levin MF, Bourbonnais D, Lepage Y (1994) Absence of consistent effects of repetitive transcutaneous electrical stimulation on soleus H-reflex in normal subjects. *Arch Phys Med Rehabil* 75:1132–1136.
- Gratton G, Coles MGH, Donchin E (1983) A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 55:468–484.
- Green AM, Angelaki DE (2010) Multisensory integration: resolving sensory ambiguities to build novel representations. *Curr Opin Neurobiol* 20:353–360.
- Grent-'t-Jong T, Oostenveld R, Jensen O, Medendorp WP, Praamstra P (2014) Competitive interactions in sensorimotor cortex: oscillations express separation between alternative movement targets. *J Neurophysiol* 112:224–232.
- Grèzes J, Tucker M, Armony J, Ellis R, Passingham RE (2003) Objects automatically potentiate action: An fMRI study of implicit processing. *Eur J Neurosci* 17:2735–2740.
- Gwin JT, Ferris DP (2012a) An EEG-based study of discrete isometric and isotonic human lower limb muscle contractions. *J Neuroeng Rehabil* 9:35.
- Gwin JT, Ferris DP (2012b) Beta- and gamma-range human lower limb corticomuscular coherence. *Front Hum Neurosci* 6:1–6.
- Gwin JT, Gramann K, Makeig S, Ferris DP (2010) Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. *J Neurophysiol* 103:3526–3534.
- Haggard P, Whitford B (2004) Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. *Cogn Brain Res* 19:52–58.
- Hammon PS, Makeig S, Poizner H, Todorov E, de Sa VR (2008) Predicting reaching targets from human EEG. *IEEE Signal Process Mag* 25:69–77.
- Hansen S, Glazebrook CM, Anson JG, Weeks DJ, Elliott D (2006) The influence of advance information about target location and visual feedback on movement planning and execution. *Can J Exp Psychol* 60:200–208.
- Homan RW, Herman J, Purdy P (1987) Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 66:376–382.
- Huang YZ, Edwards MJ, Rounis E, Bhatia KP, Rothwell JC (2005) Theta burst stimulation of the human motor cortex. *Neuron* 45:201–206.

- Hughes G, Waszak F (2011) ERP correlates of action effect prediction and visual sensory attenuation in voluntary action. *Neuroimage* 56:1632–1640.
- Jensen O (2001) Information transfer between rhythmically coupled networks: Reading the hippocampal phase code. *Neural Comput* 2761:2743–2761.
- Jensen O (2005) Reading the hippocampal code by theta phase-locking. *Trends Cogn Sci* 9:551–553.
- Jensen O, Lisman JE (2005) Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer. *Trends Neurosci* 28:67–72.
- Jensen O, Mazaheri A (2010) Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: gating by inhibition. *Front Hum Neurosci* 4:1–8
- Jung T-P, Makeig S, Humphries C, Lee T-W, McKeown MJ, Iragui V, Sejnowski TJ (2000) Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. *Psychophysiology* 37:163–178.
- Takei S, Hoffman DS, Strick PL (1999) Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science* (80-) 285:2136–2139.
- Kayser J, Tenke CE (2006) Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: II. Adequacy of low-density estimates. *Clin Neurophysiol* 117:369–380.
- Khan MA, Franks IM, Elliott D, Lawrence GP, Chua R, Bernier PM, Hansen S, Weeks DJ (2006) Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neurosci Biobehav Rev* 30:1106–1121.
- Kilavik BE, Confais J, Riehle A, Kilavik B, Confais J, Riehle A, Cortex M, Movement D, Kilavik BE, Confais J, Riehle A (2014) Signs of timing in motor cortex during movement preparation and cue anticipation. *Adv Exp Med Biol* 829:121–142.
- Kilavik BE, Ponce-Alvarez A, Trachel R, Confais J, Takerkart S, Riehle A (2012) Context-related frequency modulations of macaque motor cortical LFP beta oscillations. *Cereb Cortex* 22:2148–2159.
- Kilavik BE, Zaepffel M, Brovelli A, MacKay WA, Riehle A (2013) The ups and downs of beta oscillations in sensorimotor cortex. *Exp Neurol* 245:15–26.
- Klimesch W (1997) EEG-alpha rhythms and memory processes. *Int J Psychophysiol* 26:319–340.
- Klimesch W (1999) EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: A review and analysis. *Brain Res Rev* 29:169–195.
- Klimesch W, Doppelmayr M, Russegger H, Pachinger T (1996) Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. *Neuroreport*:1235–1240.
- Knash ME, Kido A, Gorassini M, Chan KM, Stein RB (2003) Electrical stimulation of the human common peroneal nerve elicits lasting facilitation of cortical motor-evoked potentials. *Exp Brain Res* 153:366–377.
- Knyazev GG (2007) Motivation, emotion, and their inhibitory control mirrored in brain oscillations. *Neurosci Biobehav Rev* 31:377–395.

- Kober SE, Neuper C (2011) Sex differences in human EEG theta oscillations during spatial navigation in virtual reality. *Int J Psychophysiol* 79:347–355.
- Körding KP, Wolpert DM (2006) Bayesian decision theory in sensorimotor control. *Trends Cogn Sci* 10:319–326.
- Krasovsky A, Gilron R, Yeshurun Y, Mukamel R (2014) Differentiating intended sensory outcome from underlying motor actions in the human brain. *J Neurosci* 34:15446–15454.
- Kübler A, Kotchoubey B, Kaiser J, Wolpaw JR, Birbaumer N (2001) Brain–computer communication: unlocking the locked in. *Psychol Bull* 127:358–375.
- Kuo CC, Luu P, Morgan KK, Dow M, Davey C, Song J, Malony AD, Tucker DM (2014) Localizing movement-related primary sensorimotor cortices with multi-band EEG frequency changes and functional MRI. *PLoS One* 9.
- Kurz MJ, Proskovec AL, Gehringer JE, Becker KM, Arpin DJ, Heinrichs-Graham E, Wilson TW (2016) Developmental trajectory of beta cortical oscillatory activity during a knee motor task. *Brain Topogr* 29:824–833.
- Lebon F, Gueugneau N, Papaxanthis C (2013) Modèles internes et imagerie motrice. *Mov Sport Sci - Sci Mot* 61:51–61.
- Léonard G, Mercier C, Tremblay LE (2013) Effect of repetitive afferent electrical stimulation of the lower limb on corticomotor excitability and implications for rehabilitation. *J Clin Neurosci* 20:435–439.
- Leuthold H, Jentzsch I (2002) Distinguishing neural sources of movement preparation and execution: an electrophysiological analysis. *Biol Psychol* 60:173–198.
- Leuthold H, Sommer W, Rolf U (2004) Preparing for action: inferences from CNV and LRP. *J Psychophysiol* 18:77–88.
- Makeig S, Westerfield M, Jung T-P, Enghoff S, Townsend J, Courchesne E, J. ST (2002) Dynamic brain sources of visual evoked responses. *Science* (80-) 295:690–694.
- Manahilov V, Riemsdijk FCC, Spekreijse H (1992) The laplacian analysis of the pattern onset response in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 82:220–224.
- Maren S, DeCola JP, Swain RA, Fanselow MS, Thompson RF (1994) Parallel augmentation of hippocampal long-term potentiation, theta rhythm, and contextual fear conditioning in water-deprived rats. *Behav Neurosci* 108:44–56.
- Marshall TR, O’Shea J, Jensen O, Bergmann TO (2015) Frontal eye fields control attentional modulation of alpha and gamma oscillations in contralateral occipitoparietal cortex. *J Neurosci* 35:1638–1647.
- McDannald DW, Mansour M, Rydahl G, Bolton DAE (2018) Motor affordance for grasping a safety handle. *Neurosci Lett*
- Mehring C, Rickert J, Vaadia E, De Oliveira SC, Aertsen A, Rotter S (2003) Inference of hand movements from local field potentials in monkey motor cortex. *Nat Neurosci* 6:1253–1254.
- Meziane HB, Moisello C, Perfetti B, Kvint S, Isaias IU, Quartarone A, Rocco A Di,

- Ghilardi MF (2015) Movement preparation and bilateral modulation of beta activity in aging and parkinson's disease. *PLoS One* 10:1–14.
- Mima T, Oga T, Rothwell J, Satow T, Yamamoto JI, Toma K, Fukuyama H, Shibasaki H, Nagamine T (2004) Short-term high-frequency transcutaneous electrical nerve stimulation decreases human motor cortex excitability. *Neurosci Lett* 355:85–88.
- Mima T, Simpkins N, Oluwatimilehin T, Hallett M (1999) Force level modulates human cortical oscillatory activities. *Neurosci Lett* 275:77–80.
- Moran DW, Schwartz AB (1999) Motor cortical representation of speed and direction during reaching motor cortical representation of speed and direction during reaching. *J Neurophysiol* 82:2676–2692.
- Naranjo JR, Brovelli A, Longo R, Budai R, Kristeva R, Battaglini PP (2007) EEG dynamics of the frontoparietal network during reaching preparation in humans. *Neuroimage* 34:1673–1682.
- Neuper C, Pfurtscheller G (2001) Evidence for distinct beta resonance frequencies in human EEG related to specific sensorimotor cortical areas. *Clin Neurophysiol* 112:2084–2097.
- Nowak DA, Timmann D, Hermsdörfer J (2007) Dexterity in cerebellar agenesis. *Neuropsychologia* 45:696–703.
- Nowak DA, Voss M, Huang YZ, Wolpert DM, Rothwell JC (2005) High-frequency repetitive transcranial magnetic stimulation over the hand area of the primary motor cortex disturbs predictive grip force scaling. *Eur J Neurosci* 22:2392–2396.
- Pastötter B, Berchtold F, Bäuml KHT (2012) Oscillatory correlates of controlled speed-accuracy tradeoff in a response-conflict task. *Hum Brain Mapp* 33:1834–1849.
- Perfetti B, Moissello C, Landsness EC, Kvint S, Lanza fame S, Onofri M, Di Rocco A, Tononi G, Ghilardi MF (2011a) Modulation of gamma and theta spectral amplitude and phase synchronization is associated with the development of visuo-motor learning. *J Neurosci* 31:14810–14819
- Perfetti B, Moissello C, Landsness EC, Kvint S, Pruski A, Onofri M, Tononi G, Ghilardi MF (2011b) Temporal evolution of oscillatory activity predicts performance in a choice-reaction time reaching task. *J Neurophysiol* 105:18–27.
- Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF (1989) Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 72:184–187.
- Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH (1999) Event-related EEG / MEG synchronization and desynchronization : basic principles. *Clin Neurophysiol* 110:1842–1857.
- Pfurtscheller G, Woertz M, Supp G, Lopes da Silva FH (2003) Early onset of post-movement beta electroencephalogram synchronization in the supplementary motor area during self-paced finger movement in man. *Neurosci Lett* 339:111–114.
- Pineda JA (2005) The functional significance of mu rhythms: Translating “seeing” and “hearing” into “doing.” *Brain Res Rev* 50:57–68.
- Praamstra P, Kourtis D, Nazarpour K (2009) Simultaneous preparation of multiple potential movements: opposing effects of spatial proximity mediated by premotor and parietal cortex. *J Neurophysiol* 102:2084–2095.

- Praamstra P, Stegeman DF, Horstink MWIM, Cools AR (1996) Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 98:468–477
- Pruszynski JA, Kurtzer I, Nashed JY, Omrani M, Brouwer B, Scott SH (2011) Primary motor cortex underlies multi-joint integration for fast feedback control. *Nature* 478:387–390.
- Rajkai C, Lakatos P, Chen CM, Pincze Z, Karmos G, Schroeder CE (2008) Transient cortical excitation at the onset of visual fixation. *Cereb Cortex* 18:200–209.
- Rawle CJ, Miall RC, Praamstra P (2012) Frontoparietal theta activity supports behavioral decisions in movement-target selection. *Front Hum Neurosci* 6:1–11.
- Reichenbach A, Costello A, Zatka-Haas P, Diedrichsen J (2013) Mechanisms of responsibility assignment during redundant reaching movements. *J Neurophysiol* 109:2021–2028.
- Ridding MC, Brouwer B, Miles TS, Pitcher JB, Thompson PD (2000) Changes in muscle responses to stimulation of the motor cortex induced by peripheral nerve stimulation in human subjects. *Exp Brain Res* 131:135–143
- Ridding MC, McKay DR, Thompson PD, Miles TS (2001) Changes in corticomotor representations induced by prolonged peripheral nerve stimulation in humans. *Clin Neurophysiol* 112:1461–1469.
- Rihs TA, Michel CM, Thut G (2009) A bias for posterior α -band power suppression versus enhancement during shifting versus maintenance of spatial attention. *Neuroimage* 44:190–199.
- Romei V, Gross J, Thut G (2010) On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: correlation or causation? *J Neurosci* 30:8692–8697.
- Rosenkranz K, Rothwell JC (2012) Modulation of proprioceptive integration in the motor cortex shapes human motor learning. *J Neurosci* 32:9000–9006
- Roussel C, Hughes G, Waszak F (2013) A preactivation account of sensory attenuation. *Neuropsychologia* 51:922–929
- Saleh M, Reimer J, Penn R, Ojakangas CL, Hatsopoulos NG (2010) Fast and slow oscillations in human primary motor cortex predict oncoming behaviorally relevant cues. *Neuron* 65:461–471.
- Sarlegna FR, Sainburg RL (2009) The roles of vision and proprioception in the planning of reaching movements. *Adv Exp Med Biol* 629:317–335.
- Sauseng P, Feldheim JF, Freunberger R, Hummel FC (2011) Right prefrontal TMS disrupts interregional anticipatory EEG alpha activity during shifting of visuospatial attention. *Front Psychol* 2:1–9.
- Sauseng P, Griesmayr B, Freunberger R, Klimesch W (2010) Control mechanisms in working memory: A possible function of EEG theta oscillations. *Neurosci Biobehav Rev* 34:1015–1022
- Sauseng P, Klimesch W, Gruber WR, Birbaumer N (2008) Cross-frequency phase synchronization: A brain mechanism of memory matching and attention.

- Neuroimage 40:308–317.
- Schacter DL (1977) EEG theta waves and psychological phenomena: A review and analysis. *Biol Psychol* 5:47–82.
- Schroeder CE, Wilson DA, Radman T, Scharfman H, Lakatos P (2010) Dynamics of active sensing and perceptual selection. *Curr Opin Neurobiol* 20:172–176.
- Scott S, Kalaska J (1997) Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex. *J Neurophysiol* 77:826–852.
- Scott SH (2012) The computational and neural basis of voluntary motor control and planning. *Trends Cogn Sci* 16:541–549.
- Sergio LE, Kalaska JF (1997) Systematic changes in directional tuning of motor cortex cell activity with hand location in the workspace during generation of static isometric forces in constant spatial directions. *J Neurophysiol* 78:1170–1174.
- Sergio LE, Kalaska JF (2002) Systematic changes in motor cortex cell activity with arm posture during directional isometric force generation. *J Neurophysiol* 89:212–228.
- Shadmehr R, Krakauer JW (2008) A computational neuroanatomy for motor control. *Exp Brain Res* 185:359–381.
- Shen L, Alexander GE (1997) Neural correlates of a spatial sensory-to-motor transformation in primary motor cortex. *J Neurophysiol* 77:1171–1194.
- Shergill SS, Bays PH, Frith CD, Wolpert DM (2003) Two eyes for an eye: the neuroscience of force escalation. *Science* (80-) 301:187.
- Shibasaki H, Hallett M (2006) What is the Bereitschaftspotential? *Clin Neurophysiol* 117:2341–2356.
- Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL, Gandevia SC (2009) Signals of motor command bias joint position sense in the presence of feedback from proprioceptors. *J Appl Physiol* 106:950–958.
- Sober SJ, Sabes PN (2003) Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 23:6982–6992.
- Stancák A, Pfurtscheller G (1995) Desynchronization and recovery of β rhythms during brisk and slow self-paced finger movements in man. *Neurosci Lett* 196:21–24.
- Stancák A, Pfurtscheller G (1996) Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and nondominant hand. *Cogn Brain Res* 4:171–183.
- Stančák A, Rimpl A, Pfurtscheller G (1997) The effects of external load on movement-related changes of the sensorimotor EEG rhythms. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 102:495–504.
- Taylor CSR, Gross CG (2003) Twitches versus movements: A story of motor cortex. *Neuroscientist* 9:332–342.
- Thut G, Nietzel A, Brandt SA, Pascual-Leone A (2006) α -band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *J Neurosci* 26:9494–9502.

- Tomassini A, Ambrogioni L, Medendorp WP, Maris E (2017) Theta oscillations locked to intended actions rhythmically modulate perception. *Elife* 6:1–18.
- Tombini M, Zappasodi F, Zollo L, Pellegrino G, Cavallo G, Tecchio F, Guglielmelli E, Rossini PM (2009) Brain activity preceding a 2D manual catching task. *Neuroimage* 47:1735–1746.
- Tzagarakis C, Ince NF, Leuthold AC, Pellizzer G (2010) Beta-band activity during motor planning reflects response uncertainty. *J Neurosci* 30:11270–11277.
- Uy J, Ridding MC (2003) Increased cortical excitability induced by transcranial DC and peripheral nerve stimulation. *J Neurosci Methods* 127:193–197.
- Van Der Werf J, Buchholz VN, Jensen O, Medendorp WP (2009) Neuronal synchronization in human parietal cortex during saccade planning. *Behav Brain Res* 205:329–335.
- Van Der Werf J, Jensen O, Fries P, Medendorp WP (2010) Neuronal synchronization in human posterior parietal cortex during reach planning. *J Neurosci* 30:1402–1412.
- Vesia M, Crawford JD (2012) Specialization of reach function in human posterior parietal cortex. *Exp Brain Res* 221:1–18.
- Vibert J-F, Sebillé A, Lavallard-Rousseau M-C, Boureau F, Mazières L (2011) *Neurophysiologie: de la physiologie à l'exploration fonctionnelle* (Elsevier Health Sciences, ed).
- Vidal F, Burle B, Spieser L, Carbonnell L, Meckler C, Casini L, Hasbroucq T (2015) Linking EEG signals, brain functions and mental operations: Advantages of the Laplacian transformation. *Int J Psychophysiol* 97:221–232.
- Voss M, Bays PM, Rothwell JC, Wolpert DM (2007) An improvement in perception of self-generated tactile stimuli following theta-burst stimulation of primary motor cortex. *Neuropsychologia* 45:2712–2717.
- Voss M, Ingram JN, Haggard P, Wolpert DM (2006) Sensorimotor attenuation by central motor command signals in the absence of movement. *Nat Neurosci* 9:26–27.
- Waldert S, Preissl H, Demandt E, Braun C, Birbaumer N, Aertsen A, Mehring C (2008) Hand movement direction decoded from MEG and EEG. *J Neurosci* 28:1000–1008.
- Waszak F, Cardoso-Leite P, Hughes G (2012) Action effect anticipation: neurophysiological basis and functional consequences. *Neurosci Biobehav Rev* 36:943–959.
- Whittingstall K, Bartels A, Singh V, Kwon S, Logothetis NK (2010) Integration of EEG source imaging and fMRI during continuous viewing of natural movies. *Magn Reson Imaging* 28:1135–1142.
- Wolpert DM, Doya K, Kawato M (2003) A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 358:593–602.
- Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732.
- Womelsdorf T, Vinck M, Leung LS, Everling S (2010) Selective theta-synchronization

of choice-relevant information subserves goal-directed behavior. *Front Hum Neurosci* 4:1–13.

Zach N, Inbar D, Grinvald Y, Bergman H, Vaadia E (2008) Emergence of novel representations in primary motor cortex and premotor neurons during associative learning. *J Neurosci* 28:9545–9556

Zaepffel M, Trachel R, Kilavik BE, Brochier T (2013) Modulations of EEG beta power during planning and execution of grasping movements. *PLoS One* 8.

Zhang Y, Wang X, Bressler SL, Chen Y, Ding M (2008) Prestimulus cortical activity is correlated with speed of visuomotor processing. *J Cogn Neurosci* 20:1915–1925